

**ESTUDIO PALINOLÓGICO DE LAS RESERVAS ALIMENTARIAS
(MIEL Y MASAS DE POLEN) DE “ABEJAS NATIVAS SIN AGUIJÓN”
(HYMENOPTERA, APIDAE, MELIPONINI): UN APOORTE AL
CONOCIMIENTO DE LA INTERACCIÓN ABEJA-PLANTA EN EL
CHACO SECO DE ARGENTINA**

TESIS DOCTORAL

Doctorando: Vossler Favio Gerardo

Director: Tellería María Cristina

Codirector: Díaz Norma Beatriz

**FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

2012



PREFACIO

La presentación de esta Tesis forma parte de los requisitos para optar al grado de Doctor en Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de La Plata y fue realizada durante el periodo Julio 2007 a Octubre de 2012. La misma contiene los resultados obtenidos de la investigación desarrollada en el distrito Occidental de la provincia fitogeográfica Chaqueña (*sensu* Cabrera 1971), provincia de Chaco, y en el Museo de La Plata, UNLP. Este trabajo fue dirigido por la Dra. María Cristina Tellería (investigadora independiente del CONICET), codirigido por la Dra. Norma Beatriz Díaz (ex profesora titular de la cátedra de Entomología, UNLP). La presente investigación fue realizada a partir del usufructo de las becas Tipo I y II otorgadas por el CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) desde abril de 2008.

Favio Gerardo Vossler

La Plata, Noviembre de 2012

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todos los que de alguna manera formaron parte de esta etapa de mi vida: la elaboración de la Tesis Doctoral. Estoy muy contento de haber llegado a este punto y aparte, gracias a todos ustedes.

Todo surgió cuando me comenzó a interesar el mundo de las plantas, del polen y de los polinizadores. Quiero agradecer a las personas que me abrieron las puertas para entrar en este mundo maravilloso y me acompañaron a la hora de escribir mis primeros manuscritos: a la Dra. María Cristina Tellería, Dra. Marta Alicia Caccavari, Dra. Silvana Durante, Dra. Norma Díaz, Dr. Arturo Roig-Alsina y a Nora Brea.

También a las personas que me brindaron mi actual lugar de trabajo en el Museo de La Plata (Dr. Jorge Crisci y Dra. Liliana Katinas), y a los colegas de todos los días: Anabela Plos, María José Apodaca, Gustavo Delucchi, Pablo Simón, Elián Guerrero, Jessica Viera Barreto, Gisela Sancho, Laura Iharlegui, Maira Vitali, Diego Gutiérrez, Mariana Grossi, Marisa Prada, Hugo Calvetti y Carlos Zavaro.

A todos los de “vasculares”, por compartir conmigo el arte de hacer sistemática.

También a mis colegas y amistades del Museo Argentino de Ciencias Naturales, quienes me acompañaron durante los primeros tres años de mi formación profesional: Isabel Vilanova, Milagros Dalmazzo, Victoria Fernandez Corujo, Priscila Hanisch, Stella Maris Alvarez, Gerónimo Galvani, Gabriela Cilla, Juanjo Martínez, Rocío González Vaquero, Luis Compagnucci y Beatriz Settembrini.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), que me formó en mi carrera de grado y me brindó la posibilidad de realizar mi Tesis de posgrado. Al CONICET, por otorgarme las becas de posgrado Tipo I y II que permitieron desarrollarme en el ámbito científico. Y a los docentes que me dictaron los

cursos de posgrado, que me aportaron muchos conocimientos, muchos de los cuales fueron volcados en la presente tesis.

A mis amigos de la vida, que me escucharon siempre: Emmi, Pablo, Lau, Pato, Lola, Gladis, Alito, Ra, Lu, Iva, Sil, Bibi, Marisa, Roxana, Edgardo, Amín, Agustín, Matías, David, Jorge, Fede, la Pocho, Dani.....

En el Chaco, la búsqueda de las muestras no hubiese sido posible sin la compañía y la ayuda de Don César Albornoz (tapa de esta tesis) y su familia, Milton Fijalkowsky y Marcelo, por su ayuda en El Sauzalito. A Don Inocencio Medina, Isabel Brait, Edgardo Medina, Roxana Correa y Marisa Correa, quienes me llevaron a conocer las primeras colmenas de abejas “meliponas”, y me permitieron recolectar plantas de su campo en los alrededores de J.J. Castelli.

A mi tía Mercedes Koler y tío Rogelio Burgardt, quienes me invitaron a su campo, cerca de El Espinillo, donde recolecté interesantes muestras de abejas y plantas, y cavé el primer pozo de “alpamisqui” (nido 1 de esta tesis).

A mi tío “Nene” Vossler, quien me abrió las puertas de su campo en el arroyo Salado y me brindó la oportunidad de guardar mis colmenas vivas de “meliponas” debajo de su galpón.

Al señor Juan Hiperdinger, quien curiosamente compartía el hobby de criar estas diminutas abejas rescatadas de los aserraderos y aún mantiene vivas algunas colmenas, gracias por sus muestras.

Al señor Angel Moreno, quien me facilitó muestras en Miraflores.

A mi familia, mis sobrinos y a Otto, quienes me acompañaron durante las campañas a los montes chaqueños, gracias por comprender y aceptar mi fascinación por la naturaleza.

Y a mis dos reyes: Peque y Linneo, por su fiel compañía incondicional.

CONTENIDO

Prefacio.....	I
Agradecimientos.....	II
Contenido.....	IV
Resumen.....	VIII
Summary.....	XI

Capítulo 1: Introducción.....1

1.1. Objetivos.....	5
1.1.1. <i>Objetivo general</i>	5
1.1.2. <i>Objetivos particulares</i>	5
1.2. Hipótesis y predicciones.....	5
1.3. Antecedentes.....	7
1.3.1. <i>La actividad polinizadora de las abejas Meliponini</i>	7
1.3.2. <i>Fuentes alternativas al polen y néctar</i>	8
1.3.3. <i>Estudios entomopalinológicos previos realizados en abejas Meliponini en diversas regiones del mundo</i>	8
1.3.4. <i>El uso del volumen citoplasmático del polen en estudios entomopalinológicos</i>	12
1.3.5. <i>Plantas asociadas al género Tetragonisca (Apidae, Meliponini, Trigonina)</i>	12
1.3.6. <i>Plantas asociadas al género Melipona (Apidae, Meliponini, Meliponina)</i>	15
1.3.7. <i>Plantas asociadas al género Geotrigona (Apidae, Meliponini, Trigonina)</i>	16

Capítulo 2: Área de Estudio.....	17
Capítulo 3: Materiales y Métodos.....	19
3.1. Trabajo de campo.....	19
3.1.1. <i>Sitios de estudio y muestreo de miel y polen.....</i>	<i>19</i>
3.1.2. <i>Vegetación y período de floración.....</i>	<i>24</i>
3.2. Trabajo de laboratorio.....	28
3.2.1. <i>Procesamiento de las muestras de miel y polen.....</i>	<i>28</i>
3.2.2. <i>Elaboración de la palinoteca de referencia.....</i>	<i>28</i>
3.3. Trabajo de microscopía.....	29
3.3.1. <i>Identificación de los tipos polínicos.....</i>	<i>29</i>
3.3.2. <i>Conteo de los tipos polínicos presentes en las mieles y masas polínicas.....</i>	<i>29</i>
3.4. Cálculo del volumen citoplasmático del polen.....	30
3.5. Conteo clásico vs. Conteo afectado por volumen.....	33
3.6. Análisis de proteínas del polen.....	33
3.7. Análisis de la variabilidad entre los nidos de Meliponini (Análisis de agrupamiento y Análisis de Componentes Principales).....	33
3.8. Índices de diversidad y equitabilidad de los tipos polínicos presentes en las mieles y masas polínicas.....	34
3.9. Categorías de especialización en la recolección de polen utilizadas para clasificar a las abejas generalistas.....	34
3.10. Descripción morfológica de los granos de polen.....	35
CAPÍTULO 4. Resultados.....	36
4.1. Precipitaciones, temperaturas y heladas durante el período de muestreo.....	36

4.2. Oferta de floración a lo largo del año.....	37
4.3. Recursos utilizados por las abejas.....	41
4.4. Recursos utilizados por <i>Tetragonisca fiebrigi</i> en el Palosantal y en el Quebrachal.....	41
4.4.1. <i>Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles</i>	41
4.4.2. <i>Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas</i>	45
4.4.2.1. <i>Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico</i>	45
4.4.2.2. <i>Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen</i>	46
4.4.3. <i>Análisis de la variabilidad entre los nidos de Tetragonisca fiebrigi</i>	49
4.5. Recursos utilizados por <i>Melipona orbignyi</i> en el Palosantal.....	55
4.5.1. <i>Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles</i>	55
4.5.2. <i>Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas</i>	57
4.5.2.1. <i>Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico</i>	57
4.5.2.2. <i>Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen</i>	60
4.5.3. <i>Análisis de la variabilidad entre los nidos de Melipona orbignyi</i>	61
4.6. Recursos utilizados por <i>Geotrigona argentina</i> en el Palosantal.....	66
4.6.1. <i>Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles</i>	66
4.6.2. <i>Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas</i>	67
4.6.2.1. <i>Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico</i>	67
4.6.2.2. <i>Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen</i>	71

4.6.3. Análisis de la variabilidad entre los nidos de <i>Geotrigona argentina</i>	71
4.7. El volumen citoplasmático del polen forrajeado por las abejas <i>Meliponini</i>	76
4.8. Contenido proteico del polen forrajeado.....	78
4.9. Diversidad (H') y equitabilidad (J') de los recursos florales forrajeados por abejas <i>Meliponini</i>	80
4.10. Superposición del nicho alimentario entre las abejas <i>Tetragonisca fiebrigi</i> , <i>Melipona orbignyi</i> y <i>Geotrigona argentina</i>	84
4.11. Caracterización morfológica de los tipos polínicos más relevantes en la dieta.....	86
CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN.....	99
5.1. Hipótesis 1.....	99
5.2. Hipótesis 2.....	102
5.3. Hipótesis 3.....	105
5.4. Hipótesis 4.....	113
CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES.....	118
CAPÍTULO 7. BIBLIOGRAFÍA.....	121
APÉNDICE.....	140

RESUMEN

El presente estudio tuvo como objetivo abordar la interacción entre las plantas proveedoras de recursos florales y tres especies de abejas nativas de la tribu Meliponini a través del estudio palinológico de la miel y masas polínicas almacenadas en los nidos. Las especies de abejas seleccionadas fueron *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina*.

Para llevar a cabo este estudio, se tomaron muestras de reservas alimentarias (miel y masas de polen) de nidos provenientes de 5 localidades ubicadas en el noroeste de la provincia del Chaco, correspondientes a los distritos de Transición y Occidental de la provincia fitogeográfica Chaqueña. En estos sitios también se relevó la vegetación, se registró el período de floración de las diversas especies a lo largo del año, se herborizaron especímenes y se tomaron fotografías. Los especímenes fueron depositados en los herbarios LP y BA. En el laboratorio, se procesaron un total de 24 muestras de miel y 25 de polen mediante las técnicas entomopalinológicas, se identificaron las plantas y se elaboró una palinoteca de referencia. La identificación de los tipos polínicos de las muestras analizadas se realizó mediante la comparación con la palinoteca de referencia. El conteo palinológico y el cálculo del volumen citoplasmático, así como también la descripción de los tipos polínicos más importantes en la dieta de las abejas, fueron realizados utilizando el microscopio óptico. Para la descripción de la escultura y detalles de la pared y aperturas de los granos de polen se utilizó microscopía de barrido. Los cálculos estadísticos fueron realizados en Microsoft Excel y con paquetes estadísticos. La determinación del contenido proteico del polen se realizó mediante el método micro-Kjeldahl.

En los alrededores de los nidos estudiados, se registró un total de más de 220 especies de plantas pertenecientes a 76 familias, de los cuales 79 tipos polínicos correspondientes a 40 familias fueron hallados en las reservas alimentarias de las tres especies de abejas. Sin embargo, los recursos florales intensivamente forrajeados (> 10 %) estuvieron conformados sólo por 19 tipos polínicos pertenecientes a 15 familias de plantas: Achatocarpaceae

(*Achatocarpus praecox*), Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Arecaceae (*Trithrinax schizophylla*), Capparidaceae (*Capparis retusa*, *Capparis speciosa*, *Capparis tweediana*-*C. salicifolia* y *Capparis tweediana*-*C. speciosa*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Acacia praecox*-*A. furcatispina*-*A. bonariensis* y *Prosopis* sp.), Fabaceae? (tipo *Gleditsia amorphoides*), Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*), Olacaceae (*Ximenia americana*), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*), Simaroubaceae (*Castela coccinea*), Solanaceae (*Solanum* sp. (ca. 14 μ m)) y Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*). Al considerar el conteo afectado por volumen, se observó que algunas familias fueron incorporadas a la lista de recursos importantes (> 10 %), como Bignoniaceae, Euphorbiaceae y Malpighiaceae, debido a que sus tipos polínicos presentan elevado volumen. Las tres especies de Meliponini resultaron ser poliléticas (*sensu* Cane & Sipes 2006), recolectaron néctar y polen de una gran diversidad de plantas pero se concentraron en unas pocas. El análisis de la colecta de polen puso en evidencia un comportamiento de forrajeo más eficiente en *Geotrigona argentina* y *Melipona orbignyi* respecto de *Tetragonisca fiebrigi*. Dos de ellas presentaron algunas particularidades; *Melipona orbignyi* fue la única que puede forrajear polen de anteras poricidas y *Geotrigona argentina* fue capaz de aprovechar intensivamente las floraciones que preceden a las épocas de inundación. Las tres Meliponini compartieron la mayoría de los recursos del bosque, y pocos fueron exclusivos para cada especie. La mayoría de las familias más forrajeadas proveyeron a las abejas tanto néctar como polen, ellas fueron: Achatocarpaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Capparidaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae (subfamilia Mimosoideae), Fabaceae?, Malpighiaceae, Nyctaginaceae, Olacaceae, Rhamnaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Solanaceae y Zygophyllaceae. Los taxa más importantes en la dieta fueron elementos conspicuos del bosque chaqueño como los “quebrachos colorados” *Schinopsis lorentzii* y *S. balansae*, el “mistol” *Ziziphus mistol*, la “palma de monte” *Trithrinax schizophylla*, el “guaraniná” o “molle” *Sideroxylon obtusifolium*, los “algarrobos” *Prosopis alba* y *Prosopis nigra*, el “itín” *Prosopis kuntzei*, el “vinal” *Prosopis ruscifolia*, los “talas” *Celtis* spp., el “sacha membrillo” *Capparis tweediana*, “sacha sandia” *Capparis*

salicifolia, “sacha poroto” *Capparis retusa*, “bola verde” *Capparis speciosa*, “sal de indio” *Maytenus vitis-idaea*, *Moya spinosa*, el “meloncillo” *Castela coccinea*, el “palo tinta” *Achatocarpus praecox*, el “palo santo” *Bulnesia sarmientoi*, entre otros. La mayoría de estas plantas también fueron utilizadas como sustrato para sus nidos (Vossler 2012). Las flores más utilizadas presentaron corolas pequeñas, de colores pálidos, con fácil acceso al polen y al néctar; esas flores se agrupan en inflorescencias localizadas en los estratos arbóreos y arbustivos, tal como se observó en los bosques tropicales. Se observó cierta constancia en la colecta de polen de volumen pequeño o mediano y de escultura no equinada. Esto podría deberse a que la principal oferta de polen de la vegetación chaqueña presente esas características, hipótesis que será considerada en futuros estudios. El valor nutricional del polen recolectado por las tres Meliponini presentó valores óptimos de contenido proteico; estos fueron cercanos o mayores al 20 % a excepción de *Capparis* (9,78 %) y algunos conjuntos polínicos. Si bien se desconocen los requerimientos nutricionales de las Meliponini estudiadas, se sabe que para *Apis mellifera* el 20 % de proteína cruda resulta óptimo para el desarrollo completo de sus crías (Roulston & Cane 2000).

ABSTRACT

The aim of this study was to analyze the relationship between the plants providers of floral resources and three native bee species of the Meliponini tribe by means of pollen analysis of honey and pollen masses stored in nests. *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* and *Geotrigona argentina* were the selected bee species for this study. Sampling of honey and pollen was performed in five localities of the northwest of the Chaco province. These localities lie within the Transitional and Occidental districts of the phytogeographical Chaqueña province. Both vegetation and flowering periods were recorded throughout sampling years; vegetal specimens were collected and photographed. Specimens were deposited in herbaria (LP and BA). Common palynological techniques were used (Wodehouse, 1935; Erdtman, 1960). References pollen slides were made from flowers of plants collected in the study area. Pollen counts and volume estimates as well as the morphological description of the most important pollen grains to bee diet were made using a light microscope. For the detailed description of the exine surface and aperture, a scanning microscope was also used. Statistical analysis was made using Microsoft Excel and other statistical packages. Protein content of the main pollen types collected was determined by the micro-Kjeldahl method.

A total of 79 pollen types belonging to 40 families were found in the food provisions out of 220 plant species belonging to 76 families recorded in the nest surrounding areas. The intensively foraged floral resources (> 10 %) were composed of only 19 pollen types belonging to 15 plant families: Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*), Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Arecaceae (*Trithrinax schizophylla*), Capparidaceae (*Capparis retusa*, *Capparis speciosa*, *Capparis tweediana*-*C. salicifolia* and *Capparis tweediana*-*C. speciosa*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Fabaceae (Mimosoideae subfamily) (*Acacia praecox*-*A. furcatispina*-*A. bonariensis* and *Prosopis* sp.), Fabaceae? (tipo *Gleditsia amorphoides*), Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*), Olacaceae (*Ximenia americana*), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Sapotaceae (*Sideroxylon*

obtusifolium), Simaroubaceae (*Castela coccinea*), Solanaceae (*Solanum* sp. (ca. 14 μ m)) and Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmiento*). Taking in consideration volume percentage, three families were included to the list of important resources: Bignoniaceae, Euphorbiaceae and Malpighiaceae, as their pollen types have large volumes. The three Meliponini bees were found to be polylectic (*sensu* Cane & Sipes 2006), they collected nectar and pollen from a great diversity of plant species but they focused in only a few. By means of foraging analysis was possible to detect that *Geotrigona argentina* and *Melipona orbignyi* presented a more efficient foraging behaviour than *Tetragonisca fiebrigi*. Some foraging behaviour traits were found in two of the three species, *Melipona orbignyi* was capable of obtaining pollen from poricide anthers and *Geotrigona argentina* was capable of to forage intensively on flowerings before flood periods. Most floral resources were shared by the three bee species; only few resources were exclusively used by each species. Most intensively foraged plants provided both nectar and pollen, they belonged to families: Achatocarpaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Capparidaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae (Mimosoideae subfamily), Fabaceae?, Malpighiaceae, Nyctaginaceae, Olacaceae, Rhamnaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Solanaceae and Zygophyllaceae. The most important plant species in the Meliponini diet were those most abundant in the Chaco forest, such as the “quebrachos colorados” *Schinopsis lorentzii* and *S. balansae*, “mistol” *Ziziphus mistol*, “palma de monte” *Trithrinax schizophylla*, “guaraniná” or “molle” *Sideroxylon obtusifolium*, “algarrobos” *Prosopis alba* and *Prosopis nigra*, “itín” *Prosopis kuntzei*, “vinal” *Prosopis ruscifolia*, “talas” *Celtis* spp., “sacha membrillo” *Capparis tweediana*, “sacha sandia” *Capparis salicifolia*, “sacha poroto” *Capparis retusa*, “bola verde” *Capparis speciosa*, “sal de indio” *Maytenus vitis-idaea*, *Moya spinosa*, “meloncillo” *Castela coccinea*, “palo tinta” *Achatocarpus praecox*, “palo santo” *Bulnesia sarmiento*, among others. Most of these species were also used as nesting substrates by these Meliponini bees (Vossler 2012). Most foraged flowers were those grouped in dense inflorescences, located in the upper and medium strata of the forest, with small corolla, pale colour and of easy access to their nectar and pollen resources. The relationship between Meliponini bees and plants with those floral features was also observed in tropical forests.

Pollen grains of small- and medium-volumes as well as non echinate wall sculpture dominated the Meliponini bee colony stores. This could be due to the fact that the greater availability of pollen of the chaquenian vegetation has these features. Optimal protein values were found in the pollen stores of the three Meliponini bees. These values ranged from below 20 % to greater than 20 % of total pollen biomass, except for *Capparis* pollen (9.78 %) and other pollen sets. Although the nutritional requirements of these Meliponini species have not been studied, it is known that 20 % of crude protein is optimal for the full development of the *Apis mellifera* offspring (Roulston & Cane 2000).

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

Las Angiospermas o “Plantas con flores” se originaron a inicios del Cretácico, hace unos 130 millones de años (e.g. Crane *et al.* 1995, Friis *et al.* 1999). La rápida radiación evolutiva de estas plantas tuvo lugar gracias a la interacción mutualística con los animales polinizadores (Crane *et al.* 1995), de los cuales el grupo más importante son las abejas (Hymenoptera, Apoidea), con más de 16.000 especies (Danforth *et al.* 2006). La importancia de las abejas en la polinización de las plantas es, sin duda, fundamental para el éxito reproductivo de la mayoría de las especies vegetales (Lasalle & Gauld 1997). De esta interacción dependen los demás eslabones que constituyen la red alimentaria de las comunidades terrestres, incluido el hombre.

Las Meliponini o “Abejas sin aguijón” son un grupo de abejas eusociales que se distribuyen en los trópicos y subtrópicos de todo el mundo (Michener 1990, 2007). Se las considera efectivos polinizadores (ver 1.3.1) de gran parte de las plantas nativas cuyas flores visitan en busca de néctar y polen para aprovisionar sus grandes nidos. El polen de las flores aporta las proteínas necesarias para el completo desarrollo de las crías aunque también es consumido por las abejas adultas, principalmente por las hembras productoras de huevos (Michener 2007). El néctar floral, rico en azúcares, es la fuente principal de energía que necesitan los adultos encargados de realizar diversas actividades relacionadas con el sustento de la colonia (i.e. pecoreo, alimentación de la cría, construcción de nidos, etc.) (Westerkamp 1996). Las abejas (Hymenoptera: Apoidea) recolectan polen para alimentar a sus crías, pero sólo las Apini, Meliponini, Bombini y Allodapini almacenan excedentes de polen y néctar o miel en sus nidos, que serán consumidos posteriormente por abejas adultas o transferidos a las celdas de crías para la alimentación de las larvas (Michener 2007).

Estas abejas son generalistas, es decir, obtienen su alimento de una gran diversidad de familias botánicas, aunque también tienen la habilidad de utilizar otros recursos alimentarios (ver 1.3.2). El hábito alimentario generalista es esencial para la supervivencia de sus grandes colonias que permanecen

activas durante gran parte del año (Michener 1979). Por este motivo, es poco probable la existencia de especialización por determinados huéspedes florales. Por tratarse de abejas que forman nidos perennes y coloniales, el almacenamiento de grandes cantidades de recursos alimentarios es de suma importancia.

Sólo *Lestrimelitta* y *Cleptotrigona*, y aparentemente *Trichotrigona extranea* Camargo & Moure y *Melipona fuliginosa* Lepeletier, presentan hábitos cleptobióticos (i.e. abejas robadoras de la miel y el polen almacenados en nidos de otras Meliponini) (Sakagami & Laroca 1953; Roubik 1983; Camargo & Pedro 2007a). Sin embargo, la gran mayoría del centenar de especies de la tribu Meliponini se alimentan del polen y el néctar que ellas mismas recolectan.

El polen recolectado de las flores y almacenado en pots de cerumen constituye las masas polínicas^(*), cuyo volumen varía según la especie de Meliponini.

Los nidos tienen una compleja arquitectura y constan de estructuras de entrada, pots de polen y de miel, involucro, celdas de cría, columnas y batumen (Nogueira-Neto 1997). Las grandes cantidades de néctar y polen que recolectan son almacenadas en los pots de cerumen (i.e. una mezcla de cantidades similares de resinas vegetales y cera) (Roubik 1989). El néctar es almacenado en pots cuyo aspecto es muy similar a los que contienen polen, y en general están más alejados de la cámara de cría. En ésta última, las abejas mezclan parte del polen almacenado con néctar, donde la reina colocará los huevos.

(*) Cabe aclarar que los términos “masa polínica” y “pan de polen”, comúnmente empleados en trabajos de entomopalinología, tienen diferente significado. Ambos se asemejan en aspecto y tamaño. Sin embargo, el término “masa polínica” adoptado en este estudio para las abejas Meliponini implica un almacenamiento provisorio de polen envuelto por cerumen donde no se desarrollarán las crías. En cambio, el término “pan de polen”, utilizado para abejas grandes como las *Xylocopa*, es el polen empaquetado donde la hembra colocará un huevo a partir del cual se desarrollará una cría.

El aprovechamiento de la miel (que posee cualidades medicinales), del polen, cerumen y resinas vegetales, hizo que hombres de diferentes culturas

domesticaran a las “Abejas sin aguijón”, surgiendo así la meliponicultura. Los recursos obtenidos de los nidos han sido, y continúan siendo, muy utilizados por el hombre en diferentes regiones del mundo (Vellard 1939; Camargo & Posey 1990; Costa-Neto 1998; Arenas 2003; Cortopassi-Laurino *et al.* 2006; Stearman *et al.* 2008; Medrano & Rosso 2010a,b; Zamudio & Hilgert 2011, 2012a,b; Kujawska *et al.* 2012). Actualmente, la meliponicultura se considera una actividad sustentable en diversos bosques del mundo, debido a su importancia ecológica, económica y sociocultural (Venturieri *et al.* 2003).

Diversos estudios palinológicos realizados con abejas Meliponini pusieron en evidencia algunos patrones generales de forrajeo. Se observó que estas abejas forrajearon sobre la amplia diversidad de recursos florales disponibles en una determinada área, aunque se concentran sólo en pocas especies y, por lo tanto, un alto número de especies están escasamente representadas en la dieta (Ramalho *et al.* 1985; Cortopassi-Laurino & Ramalho 1988; Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989; Ramalho 1990). Además, a partir de una revisión de los estudios desarrollados en el Neotrópico, se observó que estas abejas utilizan con mayor intensidad los recursos florales de las familias más representadas (Ramalho *et al.* 1990). En lo que respecta al tipo de flores que visitan para obtener su alimento, se observó que varían tanto en el color como en el tamaño, la forma y la agrupación espacial aunque pareciera existir una preferencia por las flores pequeñas con simetría radial, con corolas abiertas o bien con tubos cortos, donde el acceso al polen y al néctar es relativamente fácil (Ramalho 2004).

Hasta el momento, en la región chaqueña de Argentina no se han realizado estudios exhaustivos acerca de la relación entre estas abejas y la vegetación. En esta región se hallan al menos 7 especies de abejas Meliponini: *Tetragonisca fiebrigi* (Schwarz), *Scaptotrigona jujuyensis* (Schrottky), *Geotrigona argentina* Camargo & Moure, *Melipona orbignyi* (Guérin), *Plebeia catamarcensis* (Holmberg), *Plebeia molesta* (Puls) y *Lestrimelitta chacoana* Roig-Alsina, esta última es la única especie cleptobiótica (Arenas 2003; Roig-Alsina 2010; Vossler 2012; Roig-Alsina *et al.* in press). Para estas abejas, sólo existen datos aislados acerca de las visitas florales como resultado de observaciones a campo (Vossler 2012). Actualmente el hábitat natural de estas

abejas, es decir, los bosques de la región chaqueña, se halla modificado por el avance incesante de la frontera agrícola. Gran parte del área ocupada por el bosque chaqueño ha sido reemplazada por cultivos extensivos de soja, maíz, algodón y girasol. Ese impacto se traduce en una deforestación y fragmentación del hábitat, provocando así un empobrecimiento paulatino de los parches boscosos y un decline de los polinizadores, tal como fue demostrado para las Yungas (Aizen & Feinsinger 1994; Aizen *et al.* 2002, 2009; Zak *et al.* 2004; Chacoff & Aizen 2006; Galetto *et al.* 2007). La apicultura es otra práctica, muy extendida en nuestro país, que podría impactar en la supervivencia de las abejas nativas, aunque hasta el momento se desconoce su influencia en la región chaqueña.

En este marco, y con relación a la importancia de los meliponinos para desarrollar estrategias de conservación de la biodiversidad y uso sustentable de los bosques chaqueños, el presente trabajo propone estudiar, a partir de la identificación y cuantificación del polen almacenado en sus nidos, la interacción entre plantas y abejas “meliponas” pertenecientes a las siguientes especies: *Tetragonisca fiebrigi* (Schwarz), *Melipona orbignyi* (Guérin) y *Geotrigona argentina* Camargo & Moure. De acuerdo a estudios realizados en otras regiones del mundo, se observó que si bien todas las Meliponini son abejas generalistas, existen diferencias en la composición de la dieta entre los diversos géneros (ver 1.3.5, 1.3.6 y 1.3.7). Esas diferencias podrían ser atribuidas a la habilidad de recolección, agresividad en el forrajeo, reclutamiento, tamaño de la colonia, tamaño de la abeja, entre otras (Ramalho 1990). Si bien son numerosos los estudios palinológicos para conocer la interacción entre las abejas “meliponas” y la vegetación (ver 1.3.3 y 1.3.4), éstos aun no se han realizado en la región chaqueña.

Para alcanzar ese objetivo general, se utilizaron herramientas entomopalinológicas, también utilizadas en otras regiones del mundo (ver 1.3.3).

La *Entomopalinología* es una de las especialidades de la palinología que estudia el polen asociado a los insectos, ya sea adherido al cuerpo, almacenado en los nidos, o contenido en la miel (Pendleton *et al.* 1996; Jones

& Jones 2001). La Entomopalinología incluye así a la Melisopalinología, término utilizado para designar el estudio del polen presente en la miel (Maurizzio & Louveaux 1967; Jones & Bryant 1996).

1.1. Objetivos

1.1.1. Objetivo general: Conocer las preferencias alimentarias de *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini) mediante el uso de técnicas entomopalinológicas en la región chaqueña.

1.1.2. Objetivos particulares

Objetivo particular 1: Identificar los granos de polen presentes en la miel (recursos nectaríferos) y en las masas de polen (recursos poliníferos), estimar la intensidad de su uso, y comparar los recursos nectaríferos y poliníferos utilizadas por las 3 especies de abejas estudiadas.

Objetivo particular 2: Determinar el contenido proteico del polen almacenado en los nidos y establecer comparaciones entre el valor nutricional del polen recolectado por las 3 especies de abejas.

Objetivo particular 3: Describir los tipos polínicos más utilizados por las abejas, que no hayan sido estudiados en trabajos melisopalinológicos previos.

1.2. Hipótesis y predicciones

Hipótesis 1: Las abejas Meliponini del Chaco Seco recolectan polen de morfología muy variada, ya que forrajea plantas de diversas familias. Es decir que no hay una preferencia por determinada morfología polínica como ocurre en algunos grupos de abejas.

Predicción 1: Se espera encontrar una amplia diversidad de tipos morfológicos de polen, incluyendo modo de dispersión, tamaño (transformado en volumen), tipo de apertura y escultura.

Hipótesis 2: El patrón de forrajeo de *Geotrigona argentina* presenta ciertas particularidades relacionadas a la nidificación subterránea y a la existencia de períodos de inundación, que en el Chaco Seco sucede en verano y otoño.

Predicción 2: Se espera que los recursos almacenados por *Geotrigona argentina* provengan mayormente de estaciones previas a las inundaciones de verano y otoño.

Hipótesis 3: Al igual que otras abejas Meliponini, las especies chaqueñas estudiadas utilizan una gran diversidad de recursos florales, pero concentran su forrajeo en pocas especies.

Predicción 3: Se espera hallar elevados valores de diversidad (H') pero bajos valores de equitabilidad (J'), tanto para los recursos nectaríferos como poliníferos utilizados por las tres especies de abejas.

Hipótesis 4: En el bosque chaqueño, *Tetragonisca*, *Melipona* y *Geotrigona* utilizan diferentes recursos alimentarios, como se observó al estudiar la composición de la dieta de otros géneros de Meliponini en Brasil.

Predicción 4: Se espera que las fuentes de polen y néctar más importantes en la dieta difieran entre las tres especies estudiadas, es decir que se espera escasa superposición de nicho alimentario entre *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbigny* y *Geotrigona argentina*.

1.3. Antecedentes

En este punto se incluyeron tanto aspectos del comportamiento alimentario de Meliponini, como referencias sobre las plantas utilizadas por estas abejas en diferentes partes del mundo, ya sea a partir de estudios entomopalinológicos como de visitas florales. Estos antecedentes brindaron el marco teórico a las hipótesis planteadas previamente.

1.3.1. La actividad polinizadora de las abejas Meliponini

Las abejas y el viento son los principales agentes de polinización de las plantas en el mundo (Michener 2007). Las abejas polinizadoras son principalmente las hembras, que recolectan polen activamente para su propia nutrición y para alimentar a sus larvas (Michener 2007). Las abejas machos también pueden ser polinizadoras debido a que adhieren polen en la superficie de su cuerpo durante la recolección de néctar (Michener 2007). Los granos de polen que fertilizan los óvulos son aquellos que se adhieren accidentalmente al cuerpo de las abejas y desde allí alcanzan los estigmas durante las visitas a las flores en búsqueda de néctar, polen, aceites, etc. (Michener 2007).

La importancia de las abejas en la polinización de las plantas es, sin duda, fundamental para el éxito reproductivo de la mayoría de las especies vegetales del mundo (La Salle & Gauld 1997). De esta interacción dependen los demás eslabones que constituyen la red alimentaria de las comunidades terrestres, incluido el hombre. Las plantas cultivadas cuya polinización por abejas Meliponini ha sido comprobada incluyen *Macadamia integrifolia* Maiden & Betche (Proteaceae) (“macadamia”), *Sechium edule* (Jacq.) Sw. (Cucurbitaceae) (“cayote”), *Cocos nucifera* L. (Arecaceae) (“coco”), *Mangifera indica* L. (Anacardiaceae) (“mango”), *Averrhoa carambola* L. (Oxalidaceae) (“carambola”), *Myrciaria dubia* (Kunth) McVaugh (Myrtaceae) (“camu-camu”), *Pourouma cecropiifolia* Mart. (Cecropiaceae) (“mapati”), *Bixa orellana* L. (Bixaceae) (“achiote”), *Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Spreng.) K. Schum. (Sterculiaceae) (“cupuaçu”), entre otras (Heard 1999). Por ello, algunas especies de Meliponini son utilizadas para la polinización de cultivos bajo invernadero, como *Tetragonisca angustula* (Latreille), *Nannotrigona*

testaceicornis (Lepeletier) y *Plebeia tobagoensis* Melo para polinizar “frutilla” (*Fragaria x ananassa* Duchesne ex Rozier, Rosaceae) en Brasil, Japón y Holanda, respectivamente (Maeta *et al.* 1992; Lalama 2001; Malagodi-Braga & Kleinert 2004), *Melipona subnitida* Ducke y *M. favosa* (Fabricius) para polinizar “pimentón dulce” (*Capsicum annuum* L., Solanaceae) en el nordeste de Brasil y en Holanda, respectivamente (Meeuwsen 2000; Cruz *et al.* 2005), etc.

1.3.2. Fuentes alternativas al polen y néctar

Como se expresó anteriormente el polen y el néctar representan la principal fuente de alimento para las abejas. No obstante, en períodos de escasez de flores las “Abejas sin aguijón” muestran una gran habilidad para procurarse el alimento, llegando a forrajear fuentes alternativas de azúcares y proteínas (Noll 1997). Por ejemplo, algunas especies de *Trigona* y *Partamona* liban sustancias azucaradas provenientes de pulpas de frutas maduras, nectarios extraflorales, o de incisiones en tallos y frutos (Roubik 1989, 2006; Noll 1997); en tanto que otras especies recolectan exudados azucarados (=honeydew) secretados por hemípteros fitófagos (hemipterofilia). Con respecto a las fuentes alternativas de proteínas, algunas especies las obtienen a partir de carne fresca o en descomposición en reemplazo total de polen (necrofagia obligada), como sucede con *Trigona crassipes* (Fabricius), *T. hypogea* Silvestri y *T. necrophaga* Camargo & Roubik (Schwarz 1948; Roubik 1982; Camargo & Roubik 1991; Noll 1997; Rasmussen & Camargo 2008). En cambio, *Geotrigona mombuca* (Smith) (sub *G. inusitata*) recolecta salvado de soja como fuente alternativa de proteína, pero sólo de manera facultativa (Kerr *obs. pers.*).

1.3.3. Estudios entomopalinológicos previos realizados en abejas Meliponini en diversas regiones del mundo

Los estudios realizados para conocer los recursos florales que constituyen la dieta de las abejas Meliponini fueron desarrollados principalmente en el Neotrópico, donde existe la mayor diversidad de géneros y especies de esta

tribu (aproximadamente 33 géneros y 400 especies) (Michener 2007; Camargo & Pedro 2007b).

La gran mayoría de esos trabajos utilizó la Entomopalinología como herramienta, principalmente analizando los granos de polen de las cargas corbiculares transportadas por las abejas que ingresaban a las colmenas o bien de la miel almacenada en los nidos. En muy pocos trabajos se analizaron las reservas de polen almacenado en los pots de los nidos.

Otros trabajos estudiaron los recursos florales asociados a diversas plantas mediante observaciones a campo de las abejas en las flores (visitas florales). Estos estudios permitieron conocer la flora asociada a un amplio espectro de géneros y especies de Meliponini, entre los que se encuentran Engel & Dingemans-Bakels (1980) en Surinam, Kerr *et al.* (1986/87) en el Amazonas brasileño, Pedro & Camargo (1991) y Nogueira-Ferreira & Augusto (2007) en el Cerrado brasileño, Nagamitsu *et al.* (1999) en la selva tropical lluviosa de Asia, Antonini *et al.* (2006) en un fragmento de bosque urbanizado en Minas Gerais, Brasil, y Vossler (2012) en la región chaqueña de Argentina.

A continuación se mencionan los estudios entomopalinológicos realizados en abejas Meliponini en diferentes regiones del mundo, que tuvieron por finalidad identificar las plantas que utilizan; se hace referencia al tipo de muestra analizada y a las abejas involucradas. Las asociaciones florales de los géneros *Tetragonisca*, *Melipona* y *Geotrigona* son desarrolladas detalladamente más adelante, en los puntos 1.3.5., 1.3.6. y 1.3.7.

Neotrópico:

En dos sitios de Chiapas, sudeste de México, se estudiaron las reservas de miel y masas polínicas de los pots más nuevos y el alimento larval de nidos de *Tetragonisca*, *Scaptotrigona*, *Nannotrigona* y *Plebeia* (Martínez-Hernández *et al.* 1994; Sosa-Nájera *et al.* 1994).

En los trópicos de Centroamérica y Norte de Sudamérica se estudió el polen asociado a diferentes especies de Meliponini. Los trabajos de esta gran región, incluyen el análisis del polen de diversas fuentes, no sólo el que se encuentra presente en la miel, en las cargas corbiculares y en las masas de

polen, sino también del que se encuentra en el buche y en las heces. Estas muestras provinieron de nidos silvestres o de meliponarios. En Surinam, se estudió el polen transportado en las cargas corbiculares, el polen de la miel y de las masas polínicas de *Melipona* (Engel & Dingemans-Bakels 1980). En Trinidad, se estudiaron las cargas corbiculares en *Melipona*, *Nannotrigona* y *Tetragona* (Sommeijer *et al.* 1983); en tanto que en Panamá las de *Melipona*, *Partamona*, *Trigona*, *Tetragona*, *Nannotrigona*, *Scaptotrigona*, *Plebeia* y *Trigonisca* (Roubik *et al.* 1986). En esta última región, también se estudió el polen hallado en el néctar del buche de abejas ingresando al nido en 10 géneros (Roubik *et al.* 1986; Roubik *et al.* 1995), y los excrementos de polen que formaban parte del escutelo de un nido de *Trigona corvina* Cockerell (Roubik & Moreno Patiño 2009).

Brasil, con su extensa geografía, reúne la gran mayoría de los trabajos. Éstos fueron desarrollados en regiones con diferentes ambientes de vegetación:

En el nordeste del Brasil, se estudió el polen de la miel de *Melipona scutellaris* Latreille (Carvalho *et al.* 2001), de las corbículas, del néctar contenido en los buches y también en las heces (Monteiro Pierrot & Schlindwein 2003).

En la región Amazónica, estudios de polen corbicular fueron realizados en *Melipona*, *Trigona*, *Cephalotrigona*, *Scaptotrigona* y *Frieseomelitta* (Absy & Kerr 1977; Kerr *et al.* 1986/87; Marques-Souza 1996, 2010; Marques-Souza *et al.* 1995, 1996, 2002, 2007; Oliveira *et al.* 2009), mientras que el polen presente en el néctar de buches en dos especies de *Melipona* (Absy *et al.* 1980), el polen de la miel de *Tetragonisca weyrauchi* Schwarz fue analizado por Cortopassi-Laurino & Nogueira-Neto (2003) y el polen de masas de polen de *Melipona*, *Nannotrigona*, *Tetragona*, *Frieseomelitta*, *Scaura*, *Trigona*, *Partamona*, *Plebeia*, *Nogueirapis*, *Schwarzula*, *Ptilotrigona*, *Tetragonisca*, *Oxytrigona*, *Aparatrigona*, *Scaptotrigona* y *Cephalotrigona* fue estudiado por Absy *et al.* (1984) y Rech & Absy (2011a,b).

En el estado de São Paulo, este de Brasil, numerosos trabajos han sido llevados a cabo comparando diversas especies de Meliponini criadas en los

jardines y el bosque tropical semideciduo. Estudios de polen corbicular fueron realizados en *Tetragonisca*, *Nannotrigona*, *Plebeia*, *Partamona*, *Melipona*, *Paratrigona* y *Friesella* (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989; Ramalho *et al.* 1990, 1998; Carvalho & Marchini 1999; Carvalho *et al.* 1999; Fidalgo & Kleinert 2007; Malagodi-Braga & Kleinert 2009). El polen de la miel de *Tetragonisca angustula* fue estudiado por Iwama & Melhem (1979) y Cortopassi-Laurino & Gelli (1991), de *Plebeia remota* (Holmberg) por Ramalho *et al.* (1985), de *Melipona marginata* Lepeletier por Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca (1987), de tres especies de *Scaptotrigona* por Ramalho (1990). El néctar de buches fue estudiado para *Melipona rufiventris* Lepeletier por Fidalgo & Kleinert (2007). Las masas de polen almacenadas en potes de cerumen fueron estudiados para *Plebeia remota* por Ramalho *et al.* (1985), para *Melipona marginata* por Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca (1987) y Ramalho *et al.* (1989), para *Trigona spinipes* (Fabricius) por Cortopassi-Laurino & Ramalho (1988) e Imperatriz-Fonseca *et al.* (1989), para *Tetragonisca*, *Plebeia* y *Melipona* por Imperatriz-Fonseca *et al.* (1989), para *Scaptotrigona* por Ramalho (1990), y para *Nannotrigona* por Malagodi-Braga & Kleinert (2009).

En la Mata Atlántica del este brasileño, Wilms & Wiechers (1997) analizaron cargas polínicas, miel y masas polínicas de *Melipona bicolor* Lepeletier y *M. quadrifasciata anthidioides* Lepeletier y Ramalho *et al.* (2007) estudiaron el polen de cargas corbiculares de *Melipona scutellaris*.

Al sur de Brasil, en el estado de Rio Grande do Sul, un único trabajo fue realizado sobre las masas de polen almacenadas en colmenas de *Plebeia saiqui* (Friese) (Pick & Blochtein 2002).

Al sur de América del Sur, en Argentina, recientemente comenzaron a desarrollarse estudios sobre el origen botánico del polen y la miel almacenados en colmenas domesticadas y silvestres de diversas Meliponini, como *Tetragonisca angustula* y *Geotrigona argentina*, respectivamente (Flores & Sánchez 2010; Vossler *et al.* 2010).

África y Asia:

En el hemisferio Oriental, los estudios realizados en Meliponini son relativamente recientes. En el África tropical, se estudió el polen corbicular de dos especies de *Meliponula* (Kajobe 2006) y el polen de plantas nectaríferas adherido a otras partes del cuerpo en *Hypotrigona* y *Meliponula* (Kajobe 2007). En los bosques tropicales de dipterocarpáceas del Sudeste de Asia, Nagamitsu *et al.* (1999), Eltz *et al.* (2001a) y Nagamitsu & Inoue (2002) estudiaron el polen corbicular de *Hypotrigona* y *Trigona s.l.* Por otra parte, Eltz *et al.* (2001b) desarrolló un método para estudiar las heces de polen desechadas por colmenas de *Trigona collina* (Smith).

1.3.4. El uso del volumen citoplasmático del polen en estudios entomopalinológicos

Para conocer la interacción entre plantas y abejas, la gran mayoría de los estudios entomopalinológicos cuantifican el número de granos de polen de cada tipo polínico hallado en las muestras de miel y polen recolectado. Sin embargo, debido a que los diferentes valores de volumen de los granos de polen contribuyen diferencialmente a la nutrición de las abejas, ya que aportan diferentes valores de biomasa, varios estudios han considerado el volumen citoplasmático de los tipos polínicos forrajeados (Buchmann & O'Rourke 1991; da Silveira 1991; O'Rourke & Buchmann 1991; Biesmeijer *et al.* 1992; Roulston *et al.* 2000; Müller *et al.* 2006; Schlindwein *et al.* 2009; Vossler *et al.* 2010). Pocos estudios han registrado los volúmenes de los granos de polen forrajeados por las abejas Meliponini para poder realizar comparaciones con los resultados del presente estudio.

1.3.5. Plantas asociadas al género *Tetragonisca* (Apidae, Meliponini, Trigonina)

El género *Tetragonisca* posee sólo cuatro especies, todas neotropicales, de las cuales *T. fiebrigi* y *T. angustula* se encuentran en Argentina (Camargo & Pedro 2007b; Michener 2007). *T. angustula* presenta una amplia distribución geográfica que va desde México hasta el extremo nordeste de Misiones,

Argentina (Camargo & Pedro 2007b; Michener 2007). Esta especie es la más estudiada respecto a los recursos polínicos utilizados, siendo clasificada como generalista, es decir que visita un amplio espectro de recursos florales. Al igual que otras Meliponini, su forrajeo se concentra en pocas especies (Martínez-Hernández *et al.* 1994; Sosa-Nájera *et al.* 1994).

En Chiapas, México, un estudio realizado por Sosa-Nájera *et al.* (1994) durante un año completo mostró que el forrajeo se concentró en ocho especies (representadas en > 10 %) pertenecientes a las familias Fabaceae (Caesalpinioideae), Celtidaceae, Piperaceae, Celastraceae, Sapindaceae, Amaranthaceae y Clethraceae. Según el análisis polínico, el forrajeo de néctar se concentró en el estrato arbóreo y el de polen en el herbáceo, siendo el estrato arbustivo poco visitado (Sosa-Nájera *et al.* 1994). En esa misma región, Martínez-Hernández *et al.* (1994) encontraron que las fuentes de néctar y polen más importantes para *T. angustula* fueron *Ageratum houstonianum* Mill. (Asteraceae), *Alchornea latifolia* Sw. (Euphorbiaceae), *Coffea arabica* L. (Rubiaceae), *Citrus limon* (L.) Osbeck (Rutaceae), *Trema micrantha* (L.) Blume (Celtidaceae), *Sapindus saponaria* L. (Sapindaceae), *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae) y *Petiveria alliacea* L. (Phytolaccaceae), entre otras. Estos recursos suplieron las necesidades alimentarias de las abejas a lo largo del año. Martínez-Hernández *et al.* (1994) encontraron que esta especie hizo uso de un mayor espectro de fuentes de polen que de néctar, lo contrario fue hallado por Sosa-Nájera *et al.* (1994) para los mismos sitios de estudio.

En Brasil se desarrollaron la mayoría de los estudios entomopalinológicos para especies de *Tetragonisca*. En Piracicaba, São Paulo, Carvalho *et al.* (1999) realizaron estudios comparativos de los recursos polínicos utilizados por *T. angustula*, otras tres especies de Trigonina (*Nannotrigona testaceicornis*, *Partamona helleri* (Fries) y *Plebeia droryana* (Fries)) y *Apis mellifera* L., y observaron que *T. angustula* forrajó sobre una mayor diversidad de recursos que *P. helleri* y *N. testaceicornis* pero menor que *A. mellifera* y *P. droryana*. Respecto a la uniformidad, presentó el menor valor, siendo sólo un 25 % de los tipos polínicos representados en más del 1 %. Además, *T. angustula* presentó mayor superposición de nicho trófico con *N. testaceicornis* y menor con *A. mellifera*. En esa misma localidad, Carvalho &

Marchini (1999) y Carvalho *et al.* (1999) observaron un elevado valor de similitud entre los recursos polínicos forrajeados por *T. angustula* y *N. testaceicornis*, siendo Liliaceae, Myrtaceae, Fabaceae (Mimosoideae), Fabaceae (Papilionoideae), Celtidaceae y Fabaceae (Caesalpinioideae) las familias más importantes, cuyas floraciones fueron abundantes en casi todo el período de estudio. Cortopassi-Laurino & Gelli (1991) estudiaron mieles de *T. angustula* provenientes de Paraná y encontraron que las fuentes nectaríferas más importantes fueron de Apiaceae (*Centella* type) y Fabaceae (Caesalpinioideae) (*Cassia* type), mientras que las muestras de São Paulo estuvieron compuestas principalmente por Myrtaceae (*Eucalyptus* sp.), Fabaceae (Mimosoideae) (*Piptadenia* type), Nyctaginaceae (*Bougainvillea spectabilis* Willd.) y Fabaceae (Papilionoideae) (*Myroxylum balsamum* (L.) Harms). Las mieles de *T. angustula* provenientes de colmenas criadas en los jardines y bosque tropical semideciduo de São Paulo estuvieron compuestas por polen dominante de Euphorbiaceae (*Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg.), Myrtaceae (*Eucalyptus robusta* Sm., *E. cinerea* F. Muell. ex Benth. y *Eucalyptus* sp.), Apiaceae (*Petroselinum hortense* Hoffm.) y Anacardiaceae (*Schinus terebinthifolia* Raddi) (Iwama & Melhem 1979), mientras que las masas polínicas por Euphorbiaceae, Cecropiaceae, Celtidaceae y un tipo polínico no identificado (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989). Las familias proveedoras de néctar y polen más importantes fueron Euphorbiaceae, Cecropiaceae y Fabaceae (Papilionoideae) (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1984).

En la Mata Atlántica de Brasil, un estudio sobre estratificación de abejas demostró que *T. angustula* se asoció significativamente con el estrato superior del canopeo (> 7 m) (Ramalho 2004).

En el canal del Río Negro del Amazonas de Brasil, las masas polínicas de *Tetragonisca* grupo *angustula* Latreille estuvieron principalmente compuestas por Cecropiaceae (>85%) seguida de Moraceae (11%) (Rech & Absy 2011a) y en la selva de las Yungas en el Noroeste de Argentina las mieles de *T. angustula* por Fabaceae (Mimosoideae) (*Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan), Asteraceae (*Baccharis*), Myrtaceae (especies nativas) y Rutaceae (*Citrus*) (Flores & Sánchez 2010). Para *Tetragonisca weyrauchii* del oeste del Amazonas, Brasil, los análisis de mieles mostraron que se asoció

principalmente a Myrtaceae (85%), seguida por Asteraceae (5%) (Cortopassi-Laurino & Nogueira-Neto 2003). Además de los datos obtenidos a partir de estudios entomopalinológicos, se realizaron estudios sobre visitas florales principalmente para una de las cuatro especies del género *Tetragonisca*: *T. angustula*, aumentando aún más el espectro de familias asociadas (Pedro & Camargo 1991). Para *Tetragonisca fiebrigi*, los registros sobre visitas florales obtenidos en el Chaco Seco argentino, permitieron asociarla a 23 especies, principalmente de Fabaceae (Caesalpinioideae y Mimosoideae) (Vossler 2012).

Simioni *et al.* (2007) analizaron las cargas polínicas de *Tetragonisca fiebrigi* en Corumbá, Mato Grosso do Sul, Brasil, y encontraron que estas abejas se concentraron en Fabaceae (Mimosoideae), Asteraceae y Arecaceae. Hasta el momento, no existen estudios sobre el origen botánico de las mieles y masas polínicas de *Tetragonisca fiebrigi* en Argentina.

1.3.6. Plantas asociadas al género *Melipona* (Apidae, Meliponini, Meliponina)

El género *Melipona* está representado por unas 40 especies exclusivamente neotropicales, distribuidas desde México hasta el norte de Argentina (Michener 2007). Respecto a la selección de recursos florales, el género *Melipona* forma un grupo homogéneo dentro de la tribu Meliponini (Ramalho *et al.* 1989). Ramalho *et al.* (1989) observaron que las plantas asociadas a las *Melipona* presentan las siguientes características: son principalmente árboles y arbustos (excepto en Solanaceae), flores bisexuales y de simetría radial. Myrtaceae y Mimosoideae poseen flores predominantemente blancas, mientras que aquellas de Solanaceae y Melastomataceae tienden a ser púrpuras; además, destacaron la rareza de flores amarillas, una característica típica de flores melitófilas (Baker & Hurd 1968), y de flores zigomorfas entre estas familias. Además, Melastomataceae y *Solanum* tienen anteras poricidas, cuyo polen sólo puede extraerse mediante vibración (estrategia de forrajeo presente en todas las especies de *Melipona*) y por incisiones en la flor (estrategia utilizada por abejas Trigonina de pequeño tamaño) (Wille 1963; Laroca 1970). Ramalho *et al.* (1989) sugirieron que si la vibración es más eficiente que las incisiones,

las especies de *Melipona* tendrían más ventajas que las Trigonina en la explotación de flores con anteras poricidas.

Existen diferencias en el espectro de recursos florales utilizados por *Melipona*, Trigonina y *Apis mellifera*, siendo Trigonina la más generalista y *Melipona* la que presenta menor diversidad (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1984; Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca 1987; Guibu *et al.* 1988; Ramalho *et al.* 1989). Sommeijer *et al.* (1983) atribuyeron este hecho al bajo número de individuos que poseen las colmenas de *Melipona* (< 1.000 individuos). Ramalho *et al.* (1989) sugirieron que la alta eficiencia en los sistemas de comunicación en especies de este género reduce la dispersión de las obreras en el área de forrajeo, disminuyendo así la diversidad de los recursos florales recolectados y favoreciendo la explotación de los recursos altamente productivos.

1.3.7. Plantas asociadas al género *Geotrigona* (Apidae, Meliponini, Trigonina)

El género *Geotrigona* contiene 16 especies exclusivamente neotropicales y distribuidas desde México hasta el norte de Argentina (Camargo & Moure 1996; Michener 2007). Las plantas utilizadas por algunas especies sólo se conocen a través de escasos registros de visitas florales para *G. mombuca* Smith (Neves *et al.* 2006), *G. acapulconis* Strand (Castañeda-Vildózola *et al.* 1999) y *G. subterranea* Friese (Jacobi & Laboissière 2007). Para *G. argentina* se conocen visitas a las flores de “pomelo” *Citrus paradisi* Macfad (Rutaceae) en las Yungas argentinas (Chacoff 2006) y visitas a especies herbáceas como *Eryngium coronatum* Hook. & Arn. (Apiaceae), *Wedelia* sp. (Asteraceae), *Heliotropium procumbens* Mill. (Boraginaceae), *Eleocharis elegans* (Kunth) Roem. & Schult. (Cyperaceae), *Boerhavia diffusa* L. var. *leiocarpa* (Heimerl) Adams (Nyctaginaceae), *Scoparia* sp. (Plantaginaceae), *Polygonum hispidum* Kunth (Polygonaceae), *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (Pontederiaceae) y *Verbena* sp. (Verbenaceae), volubles como *Clematis montevidensis* Spreng. (Ranunculaceae) y *Funastrum gracile* (Decne.) Schltdl. (Apocynaceae, Asclepiadoideae) y a árboles como *Pterogyne nitens* Tul. (Fabaceae, Caesalpinioideae) en el Chaco Seco de Argentina (Vossler 2012).

CAPÍTULO 2: ÁREA DE ESTUDIO

Caracterización del área de estudio

El Gran Chaco (*sensu* Prado 1993) se extiende desde el norte de Argentina, oeste de Paraguay, sudeste de Bolivia y el borde occidental del estado de Mato Grosso do Sul en Brasil, abarcando unos 800.000 km² (Prado 1993, 2000) (Fig. 1). Es uno de los pocos lugares del mundo donde la transición entre las regiones tropical y templada no se presenta en forma de desierto sino como un bosque semiárido o *woodland* (Morello 1967; Morello & Adámoli 1968). Los bosques del Chaco son considerados actualmente como una extensión subtropical de las formaciones vegetales templadas, debido a que su flora está más relacionada con las provincias fitogeográficas del Monte y Prepuna que con los bosques secos tropicales (Pennington *et al.* 2000). El clima chaqueño posee una fuerte estacionalidad. La temperatura llega a ser bajo cero en invierno y alcanzar los 49,8 °C en verano. Existe un gradiente de bajas temperaturas que va desde -1,1 °C en el este del Gran Chaco hasta -7,2 °C en el oeste. La distribución de las precipitaciones también presenta un gradiente este-oeste que va desde los 1.267 a los 514 mm anuales. Existe una fuerte variación anual en las precipitaciones, lo que condiciona una marcada estación seca invierno-primaveral y otra estación lluviosa en verano-otoño. La longitud de esta estación seca aumenta marcadamente de este a oeste.

La vegetación predominante es el bosque xerófilo caducifolio, con un estrato herbáceo de gramíneas y numerosas Cactaceae y Bromeliaceae terrestres. Además hay sabanas, palmares y estepas arbustivas halófitas (Cabrera & Willink 1973). La característica más peculiar de la vegetación del Chaco es la dominancia de especies del género *Schinopsis* (Anacardiaceae) (los “quebrachos colorados”), que además caracterizan cada subregión o Distrito fitogeográfico: *S. lorentzii* (Griseb.) Engl. en el Distrito Occidental o Chaco Seco y en el Chaco de Transición; *S. balansae* Engl. en el Distrito Oriental o Chaco Húmedo, y *S. marginata* Engl. en el Chaco Serrano. Además, una especie híbrida se encuentra en el Chaco de Transición: *Schinopsis heterophylla* Ragonese & J. Castillo.

El presente estudio se llevó a cabo en los Distritos de Transición y Occidental, donde cohabitan 3 especies de *Schinopsis* (*S. lorentzii*, *S. heterophylla* y *S. balansae*), que se encuentran acompañados por *Aspidosperma quebracho-blanco* Schldtl. conformando un bosque de mediana talla (de 16-18 metros de altura) o por *Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb. (de hasta 20 metros de altura). El segundo estrato arbóreo, de 12 metros, está compuesto por *Ziziphus mistol* Griseb., *Sideroxylon obtusifolium* (Roem. & Schult.) T. D. Penn., *Geoffraea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart, *Prosopis alba* Griseb., *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron., *Prosopis kuntzei* Harms, *Cercidium praecox* (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms ssp. *praecox*, *Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart, *Chorisia chodatii* (Hassl.) Ravenna, varias especies de *Acacia* y Cactaceae arbóreas como *Stetsonia coryne* (Salm-Dyck) Britton & Rose, *Opuntia quimilo* K. Schum., *Cereus forbesii* Otto ex C.F. Först, *Quiabentia verticillata* (Vaupe) Borg, *Pereskia sacharosa* Griseb., etc., mientras que en el estrato arbustivo se encuentran *Ruprechtia triflora* Griseb., *Celtis* spp., *Capparis* spp., *Bougainvillea* spp., *Maytenus vitis-idaea* Griseb., *Moya spinosa* Griseb., *Ximenia americana* L., *Tabebuia nodosa* (Griseb.) Griseb., *Aspidosperma triternatum* Rojas Acosta, *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M. Johnst. var. *arenicola* (Hauman) F.A. Barkley, *Castela coccinea* Griseb., *Achatocarpus praecox* Griseb., *Lycium* spp., *Porlieria microphylla* (Baill.) Descole, O'Donnell & Lourteig, etc. También existen lianas y epífitas, pero son menos frecuentes. El estrato herbáceo es muy variable en desarrollo e incluso puede estar ausente (Prado 1993).

CAPÍTULO 3: MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Trabajo de campo

3.1.1. Sitios de estudio y muestreo de miel y polen

El presente trabajo fue realizado en los bosques xerófilos y de ribera en los alrededores de 5 localidades de la provincia de Chaco, Argentina (Fig. 1), correspondientes a los Distritos Occidental y de Transición de la Provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera 1971): Juan José Castelli (25° 56' S, 60° 37' O), Villa Río Bermejito (25° 37' S, 60° 15' O), El Espinillo (25° 24' S, 60° 27' O), Miraflores (25° 29' S, 61° 01' O) y El Sauzalito (24° 24' S, 61° 40' O). Estas localidades pudieron agruparse en 2 tipos de ambientes de acuerdo a la abundancia relativa de las especies de plantas dominantes: Quebrachal (Juan José Castelli, Villa Río Bermejito y Miraflores) y Palosantal (El Sauzalito y El Espinillo). Para las localidades mencionadas, no existen estaciones meteorológicas, no obstante a fin de lograr un marco climático de referencia, se utilizaron los datos de temperatura, precipitaciones y heladas de los años 2008 y 2009 de la Estación Meteorológica Los Frentones, que es la más cercana al área de estudio. Esta estación se ubica en el centro-oeste de la provincia del Chaco (26° 22' 13" S, 61° 27' 34" O, altura: 126 msnm) (Fig. 2). En cambio, los datos históricos provienen de la Estación Las Lomitas dado que la Estación Los Frentones carece de esa información.

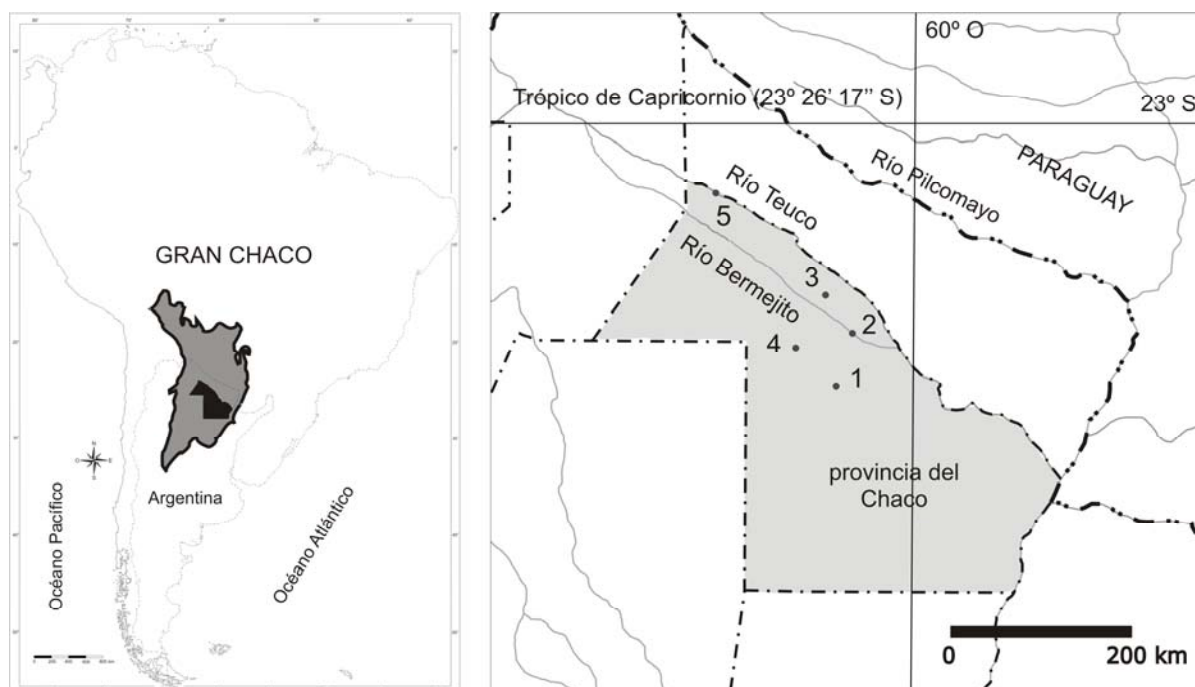


Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo de los nidos en la provincia del Chaco. 1, Juan José Castelli ($25^{\circ} 56' S$, $60^{\circ} 37' O$); 2, Villa Río Bermejito ($25^{\circ} 37' S$, $60^{\circ} 15' O$); 3, El Espinillo ($25^{\circ} 24' S$, $60^{\circ} 27' O$); 4, Miraflores ($25^{\circ} 29' S$, $61^{\circ} 01' O$); 5, El Sauzalito ($24^{\circ} 24' S$, $61^{\circ} 40' O$).

Los nidos estudiados se hallaron en ambientes naturales de bosque xerófilo chaqueño, con ganadería bajo el bosque y escasa antropización. Estos sitios presentaron mayormente elementos característicos del bosque xerófilo y, en menor proporción, se hallaron plantas herbáceas características de campos abiertos, asociadas a lagunas o antiguos cauces. Los nidos silvestres fueron localizados visualmente mediante recorridos por senderos en el interior del bosque. Para identificar la colonia de abejas que los habitaba se consideró en primer lugar la estructura de entrada al nido, pues son diferentes para cada una de las tres abejas estudiadas (Wille & Michener 1973; Vossler 2012) (Lám. 1 a-c). Las muestras provenientes de El Sauzalito y algunas de Villa Río Bermejito fueron recolectadas por mieleros locales instruidos para la tarea de extracción (Lám. 1 g-i). El número de colmenas fue variable entre las tres especies de abejas, dependiendo de la accesibilidad a las mismas (Tabla 1). Las muestras fueron tomadas tratando de cubrir las diferentes estaciones del año (Tabla 1). Cabe destacar que si bien la gran mayoría de las colmenas tenían polen y miel, algunas carecían de miel y otras de polen (Tabla 1; Lám. 1 d-f). En el Palosantal se hallaron nidos con reservas alimentarias de las tres especies

estudiadas; en tanto que en el Quebrachal sólo se hallaron nidos de *Tetragonisca fiebrigi* (Tabla 1). De esta manera, la hipótesis pertinente a la superposición de nichos alimentarios (Hipótesis 4) sólo pudo ponerse a prueba para las muestras del Palosantal.

Tabla 1. Sitios y fechas de muestreo de los nidos estudiados de cada especie de abeja. Se indica el número total de muestras analizadas por especie, tanto de miel como de masas polínicas. Se marcaron en negrita las muestras de *Tetragonisca fiebrigi* correspondientes al ambiente Quebrachal.

Especie	Código de nido	Tipo de reserva analizada	Fecha de muestreo (y estación del año)	Localidad (ver referencias en Figura 1)
<i>Tetragonisca fiebrigi</i> (Schwarz)	Tf 1	P + M	Agosto 2006 (fines de invierno)	Juan José Castelli
	Tf 2	P + M	Agosto 2006 (fines de invierno)	Juan José Castelli
	Tf 5	P + M	Abril 2008 (mediados de otoño)	Miraflores
	Tf 6	P + M	Abril 2008 (mediados de otoño)	Miraflores
	Tf 7	P + M	Febrero 2008 (mediados de verano)	El Sauzalito
	Tf 10	P + M	Septiembre 2008 (fines de invierno)	El Sauzalito
	Tf 12	P + M	Octubre 2008 (inicios de primavera)	Villa Río Bermejito
	Tf 13	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Tf 14	M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Tf 15	P + M	Octubre 2008 (inicios de primavera)	El Sauzalito
	Tf 18	P	Julio 2009 (mediados de invierno)	Miraflores
TOTAL	11 NIDOS	10 MUESTRAS DE POLEN Y 10 DE MIEL	7 MESES DIFERENTES Y LAS 4 ESTACIONES	4 LOCALIDADES
<i>Melipona orbignyi</i> (Guérin)	Mo 1	P + M	Febrero 2006 (mediados de verano)	El Espinillo
	Mo 4	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Mo 5	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Mo 6	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Mo 7	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
	Mo 8	P + M	Octubre 2008 (inicios de primavera)	El Sauzalito
	Mo 9	P	Febrero 2009 (mediados de verano)	El Sauzalito
	Mo 10	P + M	Febrero 2009 (mediados de verano)	El Sauzalito
	Mo 11	P + M	Septiembre 2008 (fines de invierno)	El Sauzalito
TOTAL	9 NIDOS	9 MUESTRAS DE POLEN Y 8 DE MIEL	4 MESES Y 3 ESTACIONES	2 LOCALIDADES
<i>Geotrigona argentina</i> Camargo and Moure	Ga 1	P + M	Febrero 2006 (mediados de verano)	El Espinillo
	Ga 2	P + M	Febrero 2008 (mediados de verano)	El Sauzalito
	Ga 3	P + M	Agosto 2008 (fines de invierno)	El Sauzalito
	Ga 4	P + M	Octubre 2008 (inicios de primavera)	El Sauzalito
	Ga 5	P + M	Noviembre 2008 (mediados de primavera)	El Sauzalito
	Ga 6	P + M	Diciembre 2008 (fines de primavera)	El Sauzalito
TOTAL	6 NIDOS	6 MUESTRAS DE POLEN Y 6 DE MIEL	5 MESES Y 3 ESTACIONES	2 LOCALIDADES
TOTAL DE LAS 3 ESPECIES	26 NIDOS	25 MUESTRAS DE POLEN Y 24 DE MIEL	8 MESES DIFERENTES Y LAS 4 ESTACIONES	5 LOCALIDADES

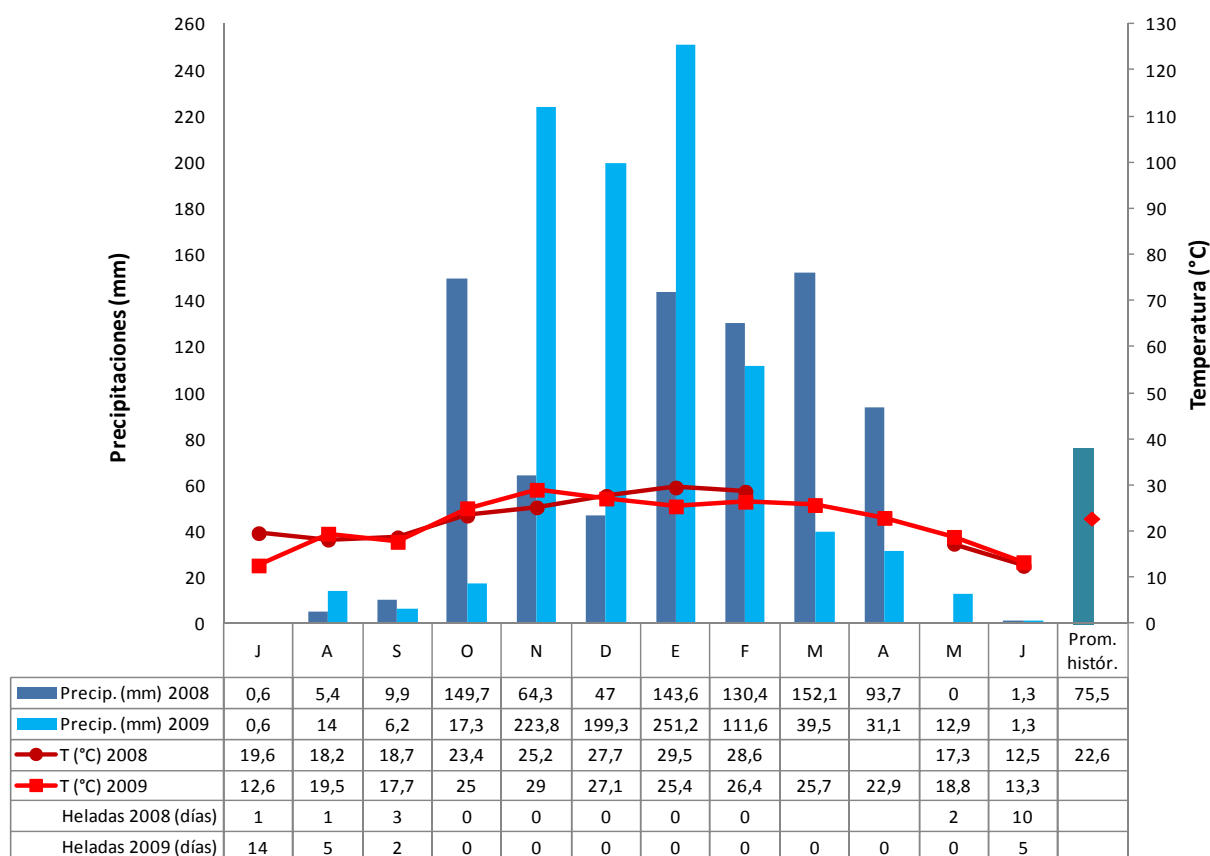


Fig. 2. Climatograma de la Estación Meteorológica Los Frentones (26° 22' 13" S, 61° 27' 34" O, altura: 126 msnm), la más cercana al área de estudio. Está ubicada en el centro-oeste de la provincia del Chaco. Se muestran datos de temperatura, precipitaciones y heladas de los años 2008 y 2009.

Se capturaron algunos individuos a fin de proceder a su identificación taxonómica, esta tarea fue supervisada por los especialistas el Dr. Arturo Roig-Alsina y la Dra. Silvana Durante. Los especímenes de abejas que respaldan el presente trabajo fueron depositados en la División Entomología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”.

Si bien la extracción de pots de polen y miel se realizó, en su mayor parte, a partir de colmenas silvestres, también se incluyeron muestras provenientes de colmenas en proceso de domesticación. Se extrajo una porción de la zona del nido que presentaba las reservas alimentarias (Lám. 1 d-f; Lám. 2 a-f), se colocó en envases amplios y se guardó en frío para luego ser estudiada en el laboratorio. Se analizó una muestra de miel y una de polen por cada nido, provenientes de la mezcla del contenido de todos los pots de miel y de polen respectivamente.

3.1.2. Vegetación y período de floración

Se registró la vegetación de un área aproximada de 3 km alrededor de los nidos (Lám. 3), ya que el radio de vuelo de estas abejas es bastante restringido, siendo alrededor de los 650 m como máximo para *Tetragonisca*, de 1.700 m para *Geotrigona* y un poco más de 2.000 m para *Melipona* (Roubik & Aluja 1983; Araújo *et al.* 2004). Dentro de esa área se tomó nota de la floración, se herborizó material para su posterior identificación e incorporación al herbario, y se tomaron fotografías. La fenología de floración fue registrada para varios meses cubriendo las cuatro estaciones durante los años 2003 – 2011 (Apéndice I). Los especímenes recolectados fueron herborizados e identificados mediante bibliografía de floras regionales, trabajos taxonómicos de diferentes grupos de plantas, comparación con ejemplares de herbario y consultas a especialistas.

Lám. 1. a-c) Entradas de los nidos de las abejas Meliponini estudiadas: a) *Tetragonisca fiebrigi*; b) *Melipona orbignyi*; c) *Geotrigona argentina* (especie de nidificación subterránea). d-f) Interior de los nidos mostrando pots de polen y miel y cámara de cría con abejas adultas: en d) se pueden apreciar pots con polen (en amarillo); en e) se observa la miel en pots de cerumen abiertos; en f) se observa la cámara de cría (centro) rodeada por el involucro y depósitos de cera y resinas. g-i) Excavación realizada para la recolección de muestras de miel y polen del “alpamisqui” *Geotrigona argentina* en el Palosantal chaqueño. g) Se observa la harina utilizada para “no perder el hilo” de la galería de entrada al nido durante la excavación; h) pozo que muestra la profundidad de un nido previamente excavado; i) proceso de excavación de un nido de *G. argentina*.

Lám. 2. a-f) Masas de polen de las especies estudiadas, donde se pueden observar las cargas polínicas individuales. Los diversos colores representan diferentes especies de plantas: a-b) Masas de polen de *Tetragonisca fiebrigi* “rubiecita”. c) de *Melipona orbignyi* “moro moro”; d-f) de *Geotrigona argentina* “alpamisqui”; f) fotografía al MEB de las cargas polínicas. g) Proceso de homogeneización de las masas polínicas mediante un agitador magnético, previo a la Acetólisis; h-i) Algunos tipos de polen presentes en las masas polínicas, observados al microscopio óptico.

Lám. 3. a-b) Aspecto general de la vegetación del Palosantal a mediados de primavera (octubre 2008): a) árboles de *Bulnesia sarmientoi* “palo santo”; b) sector con abundancia de cactáceas arborescentes. c-f) Aspecto general de la vegetación al principio de la primavera (agosto), mostrando las primeras floraciones; g-i) en verano (febrero) luego de fuertes lluvias, nótese el verdor de la vegetación y la proliferación de herbáceas.

Lámina 1:



Lámina 2:

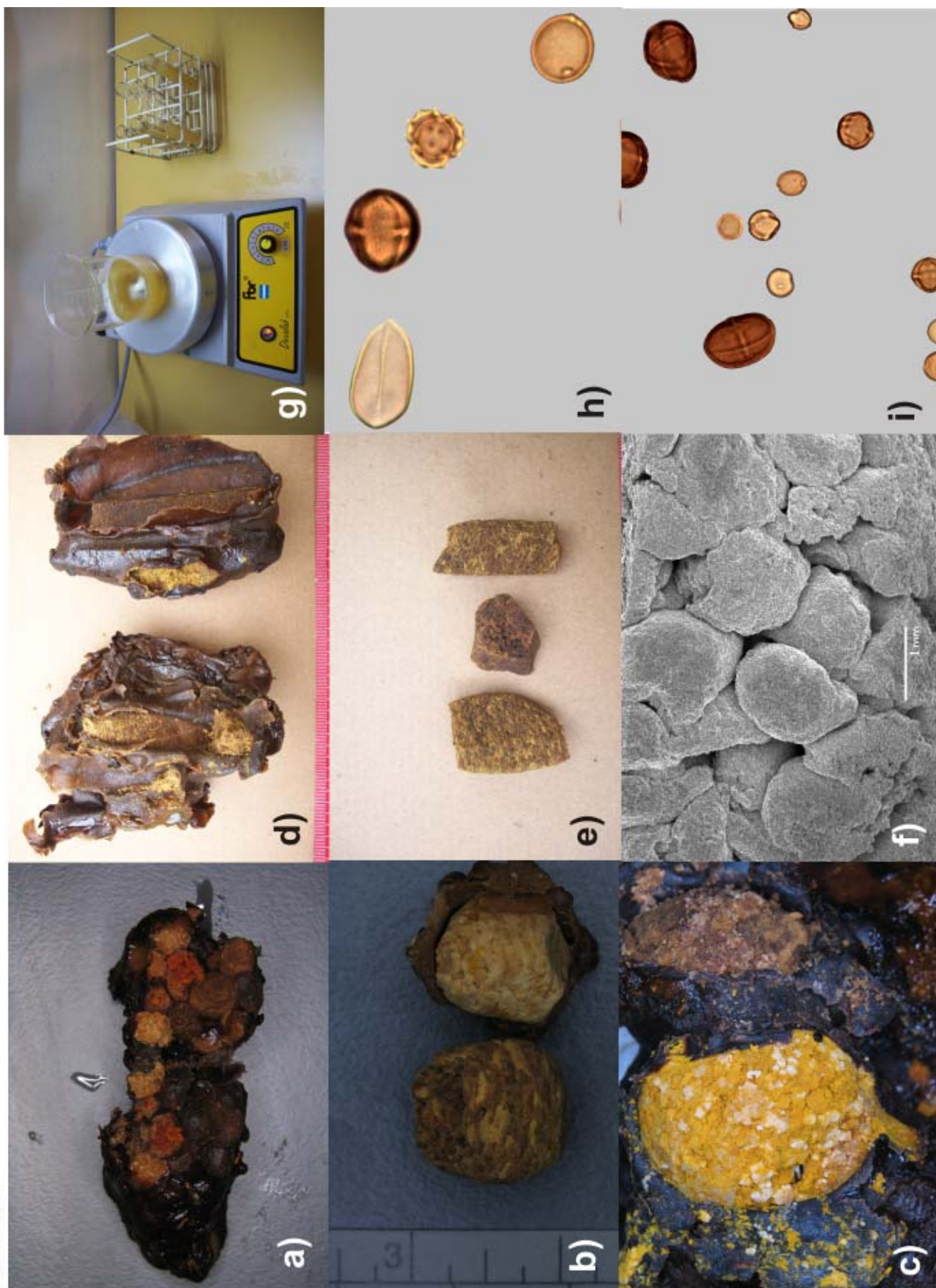
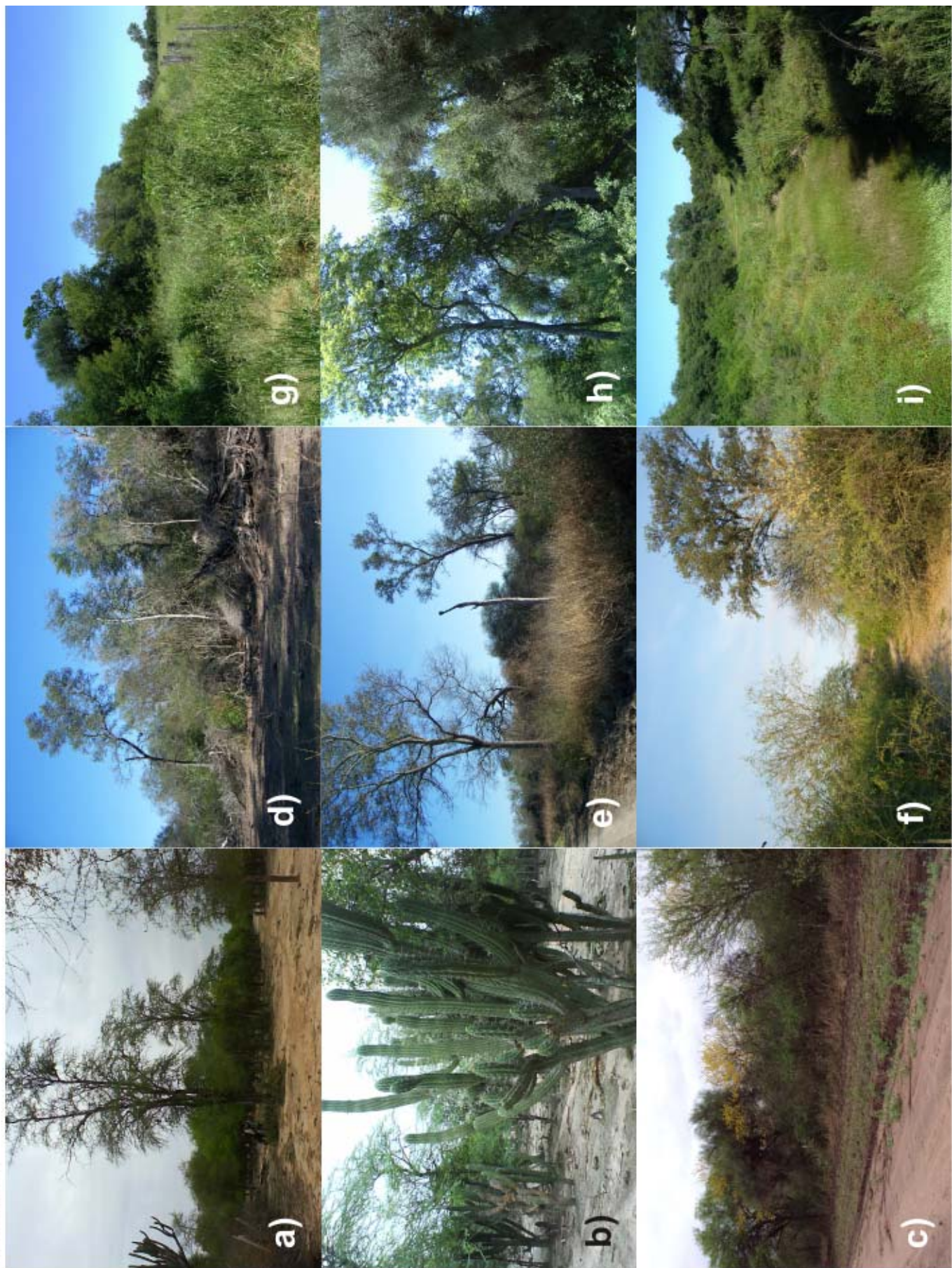


Lámina 3:



3.2. Trabajo de laboratorio

3.2.1. Procesamiento de las muestras de miel y polen

La miel fue diluida en agua destilada a 80-90 °C y agitada con agitador magnético durante 5 minutos. Las muestras de polen de las masas polínicas fueron tomadas en diferentes sectores del pote de polen insertando un cilindro de 0,5 cm de diámetro y 1 cm de longitud en las masas polínicas húmedas, mientras que en masas polínicas secas y quebradizas se muestrearon pequeños fragmentos. Las mismas fueron hidratadas en agua destilada a 80-90 °C durante 10 minutos, luego homogeneizadas mediante un agitador magnético durante 10-15 minutos hasta el completo disgregado de las cargas corbiculares que formaban parte de la masa polínica (Lám. 2 g).

La dilución, de polen o de miel, fue filtrada y colocada en tubos de ensayo y centrifugada a 472 x g durante 5-10 minutos. A continuación, el polen extraído fue acetolizado de acuerdo a Erdtman (1960). Previamente también se hicieron preparados de polen con contenido citoplasmático, siguiendo la técnica de Wodehouse (1935), utilizando fucsina para la tinción. Esto tuvo por finalidad calcular el volumen citoplasmático de los tipos polínicos forrajeados. En ambas técnicas, se utilizó gelatina-glicerina como medio de montaje.

3.2.2. Elaboración de la palinoteca de referencia

Las flores y/o botones florales fueron retirados cuidadosamente, colocados en tubos de ensayo y procesados mediante las técnicas detalladas anteriormente. Los preparados así obtenidos pasaron a formar parte de una palinoteca de referencia. Los especímenes que respaldan a dicha colección, se hallan depositados en los herbarios LP y BA.

3.3. Trabajo de microscopía

3.3.1. Identificación de los tipos polínicos

Los tipos polínicos presentes en las muestras de miel y en las masas polínicas fueron identificados por comparación con el polen de las plantas de la Palinoteca de Referencia en un microscopio Nikon Eclipse E200 utilizando aumentos de 400 x y 1.000 x. El nivel de identificación alcanzado para los diferentes tipos polínicos varió de acuerdo a los grupos taxonómicos. Los tipos polínicos están constituidos por una especie o por un grupo de especies cuyos granos de polen son similares no siendo posible su diferenciación. Por ejemplo, el tipo polínico *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus* incluye a las especies *Schinopsis lorentzii*, *Schinopsis balansae* y *Schinus fasciculatus* var. *arenicola*.

3.3.2. Conteo de los tipos polínicos presentes en las mieles y masas polínicas

Se contaron entre 450 y 500 granos en las muestras de miel y entre 300 y 500 granos en las muestras de polen. El número de granos de polen contado por preparado guardó relación con la cantidad de granos por preparado y la diversidad de tipos polínicos (Vergeron 1964). Los valores de cada tipo polínico se expresaron como porcentajes (Tablas 3-8). Se consideraron recursos intensivamente forrajeados aquellos representados en más del 10 % en cada muestra, como lo sugirieron Ramalho *et al.* (1985); Cortopassi-Laurino & Ramalho (1988) y Ramalho (1990). Los tipos polínicos hallados en porcentajes menores a 10 % también fueron igualmente mencionados en las tablas (Tablas 3-8). En el presente estudio, los valores de porcentaje de las familias botánicas fueron presentados por nido. De esta manera, se ofrecieron diversos valores que permitirán realizar comparaciones en trabajos futuros.

3.4. Cálculo del volumen citoplasmático del polen

Para calcular el volumen citoplasmático, se hicieron preparados de polen a partir de flores y/o botones florales frescos de las plantas recolectadas. Cuando no fue posible hallar polen fresco en el campo, se utilizaron los granos de polen de las muestras extraídas de las colmenas (ej. *Ximenia americana* y *Trithrinax schizophylla*). El polen fresco fue teñido con fucsina y montado en gelatina-glicerina para la elaboración de los preparados microscópicos (técnica de Wodehouse 1935).

Para el cálculo del volumen de cada tipo polínico se tomaron 15 mediciones del diámetro polar (P) y ecuatorial (E), en vista ecuatorial para formas esféricas y elipsoidales, y en ambas vistas para granos prismáticos. Las mediciones se realizaron con un aumento de 1000 x, en un microscopio Nikon Eclipse E200. Para estimar el volumen citoplasmático, los citoplasmas fueron comparados con formas geométricas similares (Tabla 2).

Se reconocieron las siguientes formas (Tabla 2 a-e):

Esfera (Tabla 2 d). Un eje polar **P** y un eje ecuatorial **E**. El cociente entre los valores promedio de P y E varía entre 0,99 y 1,01. Ejemplo, *Polygonum*. La fórmula utilizada fue $1/6 \pi p^3$.

Elipsoide (aplicable a granos prolatos) (incluye **políades elipsoidales**) (Tabla 2 a), con el eje mayor **P** correspondiente al eje polar y 2 ejes **E** menores e iguales (ejes ecuatoriales). Ejemplo, *Pterogyne nitens* y políade de *Mimosa detinens*. De la misma manera, el eje **p** de la políade corresponde al eje de mayor longitud, mientras que **e** a los ejes menores. La fórmula utilizada fue $1/6 \pi p e^2$.

Elipsoide (aplicable a granos oblatos aplanados) (incluye **políades aplanadas**) (Tabla 2 b), donde **P** corresponde al único eje menor (correspondiente al eje polar) y 2 ejes **E** (ejes ecuatoriales) que pueden ser iguales (**E²**) (ejemplo, políade de *Acacia praecox*), o pueden ser de diferente longitud (**E₁** y **E₂**) (ejemplo, políade de *Enterolobium contortisiliquum*). El grosor de las políades (eje de menor longitud) fue considerado **p**, mientras que los otros dos ejes mayores (la altura y el ancho de la políade) se consideraron

como los ejes **e** (o **e**₁ y **e**₂ si ambos son de diferente longitud). La fórmula utilizada fue $1/6 \pi p e^2$ o $1/6 \pi p e_1 e_2$, respectivamente.

Elipsoide (aplicable a granos oblatos) (Tabla 2 c), equivalente a un Elipsoide de granos prolatos girado 180 grados, con el eje mayor **P** correspondiente al eje ecuatorial más largo y 2 ejes **E** iguales (el eje polar y el eje ecuatorial menor). Ejemplo, *Salvia*. La fórmula utilizada fue $1/6 \pi p e^2$.

Prisma de base triangular (Tabla 2 e), con **s** como uno de los lados de la base y **h** la altura o grosor del prisma (O'Rourke & Buchmann 1991). Como ambos ejes no pueden observarse en un mismo plano del grano, **s** y **h** se midieron en granos diferentes. La fórmula utilizada fue $1/4 s^2 h \sqrt{3}$. Ejemplo, *Acanthosyrus falcata*.

Formas cúbicas, o aquellas presentes en granos heteropolares, no fueron halladas en las muestras de polen. Si bien la forma **Elipsoide oblató** tampoco fue hallada entre las muestras, la misma fue descripta para evitar confusiones en el cálculo de volumen con el **Elipsoide prolato**. Políades completas de *Enterolobium contortisiliquum* tampoco fueron halladas, pero sí mónades aisladas debido posiblemente a la ruptura de las mismas durante el forrajeo o el procesamiento palinológico. Igualmente, se decidió describir la fórmula para la políade completa.

A fin de establecer las categorías de volumen del polen, previamente se calcularon los valores límites para cada una, acorde a los valores límites de cada categoría de tamaño (10, 25, 50 y 100) sugeridos por Erdtman (1952) y Hesse *et al.* (2009) y basados en granos esféricos. Así, los valores límites de cada categoría de volumen fueron 524, 8.181, 65.449 y 523.583. De esta manera, las 5 categorías de volumen propuestas son las siguientes: volumen muy pequeño ($< 524 \mu m^3$), volumen pequeño ($524 - 8.181 \mu m^3$), volumen mediano ($8.182 - 65.448 \mu m^3$), volumen grande ($65.449 - 523.583 \mu m^3$) y volumen muy grande ($> 523.583 \mu m^3$).

forma	fórmula	P	E	ejemplo	esquema
<i>Elipsoide</i> (aplicable a <i>granos prolatos</i>) (incluye <i>polilades elipsoidales</i>)		eje polar	ejes ecuatoriales iguales	<i>Pterogyne nitens</i>	Fig. a)
<i>Elipsoide</i> (aplicable a <i>granos oblatos aplanados</i>) (incluye <i>polilades aplanadas</i>)	$1/6 \pi P E^2$	eje polar	ejes ecuatoriales iguales	poliade de <i>Acacia praecox</i>	Fig. b)
<i>Elipsoide</i> (aplicable a <i>granos oblatos</i>)		eje ecuatorial mayor	eje polar y eje ecuatorial menor	<i>Salvia</i>	Fig. c)
<i>Elipsoide</i> (aplicable a <i>granos oblatos aplanados</i>) (incluye <i>polilades aplanadas</i>)	$1/6 \pi P E_1 E_2$	eje polar	ejes ecuatoriales desiguales (E_1 y E_2)	poliade de <i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Fig. b)
<i>Esfera</i>	$1/6 \pi P^3$	eje polar	ejes ecuatoriales	<i>Polygonum</i>	Fig. d)
		h	s		
<i>Prisma de base triangular</i>	$1/4 s^2 h \sqrt{3}$	altura del prisma	ancho de una cara de la base del prisma	<i>Acanthosyrhis falcata</i>	Fig. e)

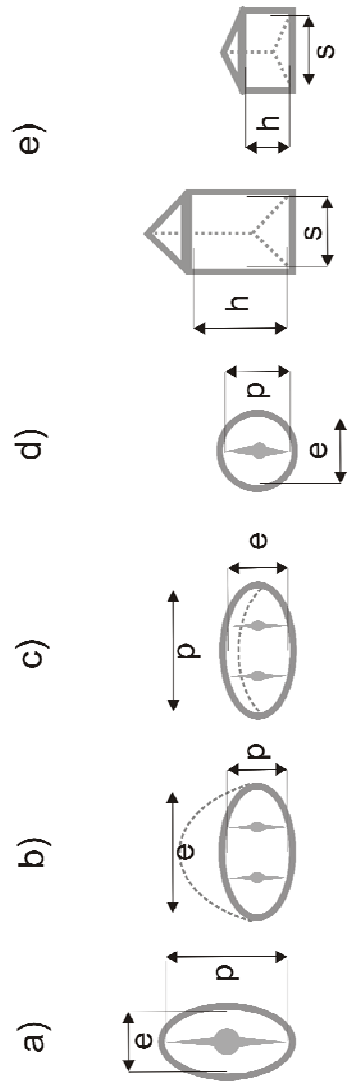


Tabla. 2. Fórmulas utilizadas para el cálculo del volumen citoplasmático de los granos de polen según su forma (a-e). Se observa la ubicación de los ejes e y p (en formas elipsoidales y esféricas) y h y s (en formas prismáticas).

3.5. Conteo clásico vs. Conteo afectado por volumen

A fin de comparar los porcentajes obtenidos a partir de ambos tipos de conteo (clásico y afectado por volumen) se utilizó el test de Chi cuadrado con $\alpha = 0,05$ (Apéndice II).

3.6. Análisis de proteínas del polen

Para el análisis de proteínas del polen se seleccionaron las masas polínicas que contenían los tipos polínicos más importantes en la dieta de las tres especies de abejas. La determinación del contenido proteico del polen se realizó mediante el método de micro-Kjeldahl (AOAC 1980), multiplicando el contenido de nitrógeno por 6,25 para estimar la concentración de proteína cruda en el polen (Roulston & Cane 2000). El contenido de nitrógeno del polen fue analizado en LANAIS N-15 (Laboratorio Nacional de Investigaciones y Servicios UNS-CONICET), Departamento de Agronomía, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Argentina.

3.7. Análisis de la variabilidad entre los nidos de Meliponini (Análisis de agrupamiento y Análisis de Componentes Principales)

Con la finalidad de analizar el grado de similitud en composición polínica de los nidos de las especies de abejas estudiadas, provenientes de diferentes estaciones y/o ambientes, se analizaron ambas reservas (miel y polen) de manera separada, utilizando dos técnicas multivariadas: Análisis de agrupamiento y Análisis de Componentes principales. El Análisis de agrupamiento se realizó mediante el programa PAST (Hammer et al. 2008), utilizando el algoritmo UPGMA y medidas de similitud de Bray-Curtis (máxima similitud = 1). Con el mismo paquete estadístico se realizó el Análisis de Componentes principales, utilizando una matriz de correlación.

3.8. Índices de diversidad y equitabilidad de los tipos polínicos presentes en las mieles y masas polínicas

Los espectros polínicos presentes tanto en la miel como en el polen se compararon entre las colmenas de las tres especies de Meliponini estudiadas. Para ello se calculó el índice de diversidad: $H' = - \sum p_i \ln (p_i)$, donde p_i es la proporción del tipo polínico i (Hutcheson 1970) y la equitabilidad: $J' = H'/S$, según Pielou (1977), donde $S = \ln P$, y P es el número de tipos polínicos. Además se calculó la superposición de nichos alimentarios entre las especies según el índice de Pianka utilizando el programa EcoSim, versión 7.0 (Gotelli & Entsminger 2001).

3.9. Categorías de especialización en la recolección de polen utilizadas para clasificar a las abejas generalistas

Diversos autores han utilizado distintos términos para designar los grados de especialización en la utilización de los recursos florales, incluyendo a Robertson (1925, 1926), quien por primera vez diferenció entre la recolección de polen y néctar por parte de las abejas.

En el presente trabajo, se utilizan las categorías propuestas por Cane & Sipes (2006), quienes realizaron una revisión de los términos utilizados hasta ese momento. Las categorías varían desde el uso de una única especie para la recolección de polen (*monolectia*) hasta el uso de muchas especies pertenecientes a más de tres familias (*amplia polilectia*). Estos autores diferencian la *polilectia* de la *amplia polilectia*. Abejas *poliléticas* son aquellas que recolectan cantidades significativas de polen de más de tres familias pero que nunca superan el 25 % de las familias disponibles en el ambiente. En cambio, las abejas *ampliamente poliléticas* generalmente utilizan más del 25 % de las familias disponibles (o bien más del 10 % de las especies melitófilas presentes en un determinado sitio).

En el presente estudio, se consideró un valor mínimo de 10 % como cantidad significativa de polen. Por otro lado, a partir del relevamiento de la

vegetación, se registró aproximadamente un total de 300 especies y 80 familias potencialmente melitófilas (Apéndice I). Se consideraron plantas potencialmente melitófilas a todas aquellas que podrían ser forrajeadas por las abejas, por presentar flores con corolas más o menos llamativas. De esta manera, se excluyeron a las plantas de polinización anemófila de las familias Poaceae, Cyperaceae y Juncaceae.

3.10. Descripción morfológica de los granos de polen

La terminología utilizada para describir a los granos de polen sigue a Punt *et al.* (2007). Los caracteres morfológicos utilizados fueron: modo de liberación; tipo, número y disposición de las aperturas germinales; polaridad; simetría; forma según la relación P/E; tamaño y escultura y estructura de la exina. Se tomaron 25 mediciones para los diámetros polar y ecuatorial y 15 mediciones para caracteres de la exina. Los tipos morfológicos fueron descritos y fotografiados con microscopio óptico Nikon Eclipse E200 con un aumento de 1.000 x y con un microscopio electrónico de barrido JEOL JSM-T-100.

La descripción de los granos fue realizada principalmente a partir de los preparados de polen de la Palinoteca de Referencia. Se describieron las especies más representadas en la miel y/o el polen y aquellas no descritas en trabajos melisopalinológicos previos.

CAPÍTULO 4. RESULTADOS

En este capítulo se presentan, en primer lugar, los datos climáticos y de floración durante los años de muestreo seguidos de los resultados del estudio polínico de las reservas alimentarias, miel y polen, para cada una de las abejas. Para *Tetragonisca fiebrigi*, se hace la distinción entre ambientes, no así para *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina* que sólo fueron halladas en el Palosantal. Para facilitar el seguimiento de la información se confeccionó una carta de colores (Fig. 4), de modo que cada familia está representada por un mismo color y/o trama a lo largo del capítulo (en la contratapa se encuentra una carta de colores sin anillar). En segundo lugar, se presentan las descripciones de los granos de polen más significativos en la dieta. Estas descripciones son el resultado de la etapa inicial del trabajo que consiste en diferenciar e identificar los diversos granos de polen que se encuentran en las reservas alimentarias.

4.1. Precipitaciones, temperaturas y heladas durante el período de muestreo

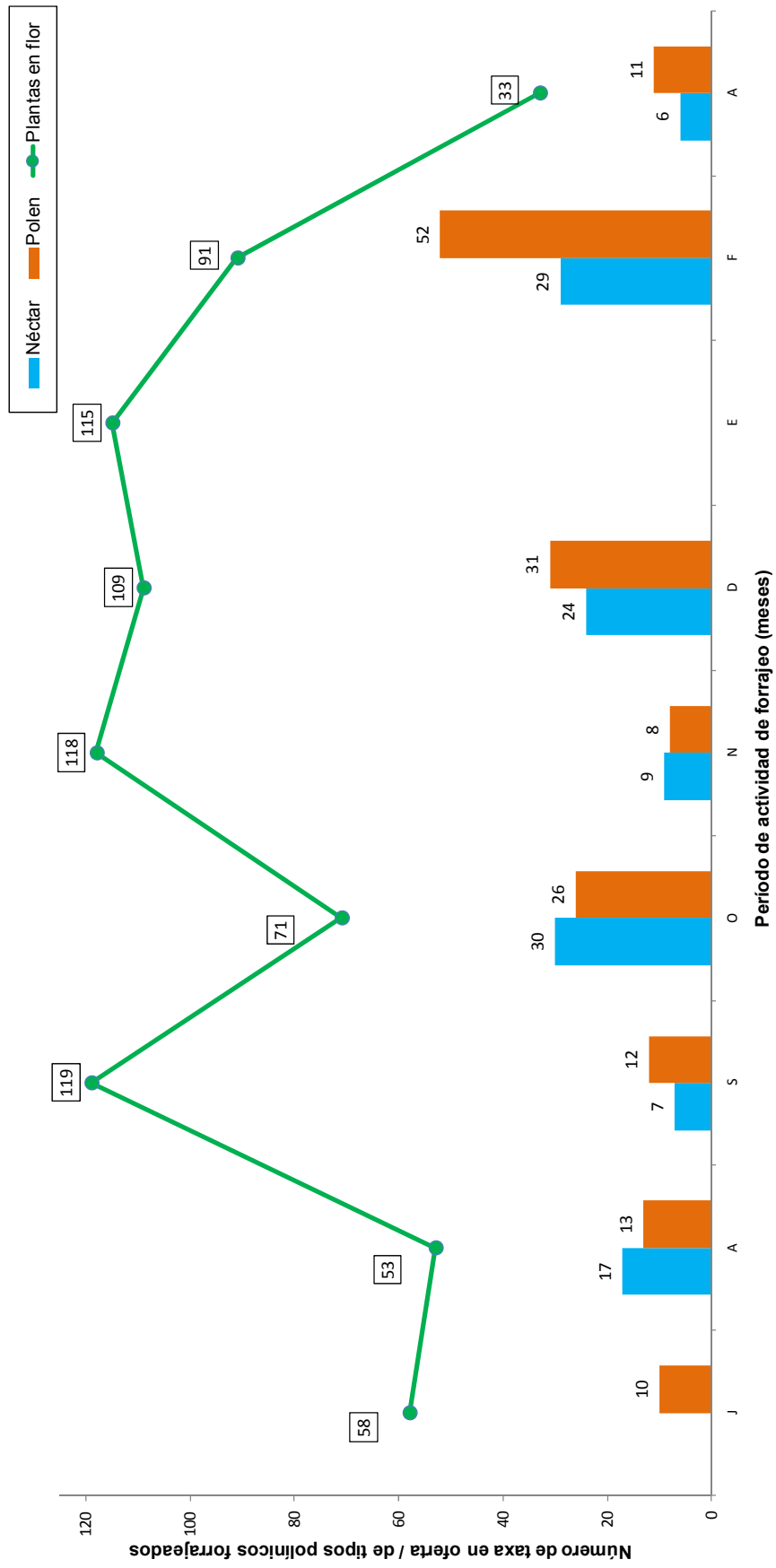
Los valores de temperatura y precipitaciones, así como también la distribución del período de heladas (días bajo cero) en los años del presente estudio, fueron similares a los registrados en años previos por otras estaciones meteorológicas cercanas de la región. Durante el período de muestreo de la gran mayoría de los nidos (años 2008 y 2009), los valores de temperatura media y precipitación anuales fueron de 22,2 °C y 835 mm, respectivamente (Fig. 2). Las temperaturas medias más elevadas (>20 °C) ocurrieron desde octubre hasta abril y las más bajas en junio y julio (invierno). Las heladas ocurrieron desde mayo hasta septiembre y se concentraron en junio y julio. Las precipitaciones se concentraron desde octubre a abril (> 90 mm mensuales) y fueron escasas en el resto de los meses (< 13 mm).

4.2. Oferta de floración a lo largo del año

La disponibilidad de polen y néctar es difícil de evaluar en el bosque seco debido a que la densidad y la altura de la vegetación impiden muchas veces apreciar la intensidad que tienen ciertas floraciones. No obstante, se tomó nota de las plantas que se hallaban en flor en diferentes momentos del año, a fin de tener un marco de referencia para analizar la composición de la dieta de las abejas. Se registraron más de 220 especies potencialmente melitófilas en flor, pertenecientes a 76 familias (Apéndice I). En cada mes, el número de taxa forrajeados no siempre acompañó al número de taxa en flor. Entre septiembre y enero se registró la mayor oferta de recursos, sin embargo la mayor riqueza de tipos polínicos se detectó en febrero (Fig. 3). Es probable que ese desfase entre oferta y colecta se deba a la acumulación de reservas que hacen estas abejas; es decir que los nidos extraídos, por ejemplo, en septiembre y en diciembre tienen polen acumulado de los meses previos.

En la región chaqueña, el ciclo anual de la vegetación se inicia entre mediados de invierno e inicio de primavera, con las primeras floraciones de plantas principalmente leñosas (pertenecientes a las familias Fabaceae (las 3 subfamilias), Achatocarpaceae, Simaroubaceae, Celastraceae, Bignoniaceae, Santalaceae, Capparidaceae, Apocynaceae, Boraginaceae) y otras herbáceas (Asteraceae, Verbenaceae, Oxalidaceae, Solanaceae y Malvaceae). A fines de este período, las condiciones climáticas comienzan a ser más benignas (Fig. 2) por lo que también se inician las actividades de forrajeo de las abejas Meliponini. Cabe señalar que todavía no ocurren lluvias copiosas y pueden caer heladas tardías (Fig. 2), deteriorando las flores disponibles. La primavera y el verano contienen la mayor oferta de floración (Fig. 3), con un clima favorable para el forrajeo (Figs 2 y 3; Láms 4 y 5). Por otro lado, el otoño es el período donde culminan las floraciones ya que el clima se vuelve desfavorable y continúa así la mayor parte del invierno.

Fig. 3. Número de taxa halladas en flor y número de tipos polínicos utilizados por las abejas durante los meses de actividad de forrajeo (julio a abril). Durante el mes de marzo no se registró la floración.



Lám. 4. Recursos nectaríferos y poliníferos utilizados por las abejas Meliponini principalmente a fines de invierno y primavera: a) *Maytenus vitis-idaea* “sal de indio”; b) *Acacia praecox* “garabato”; c) *Castela coccinea* “meloncillo”; d) *Moya spinosa*; e) *Ziziphus mistol* “mistol”; f) *Cercidium praecox* ssp. *praecox* “brea”; g) *Prosopis alba* “algarrobo blanco”; h) *Prosopis ruscifolia* “vinal”; i) *Acacia aroma* “tusca”.

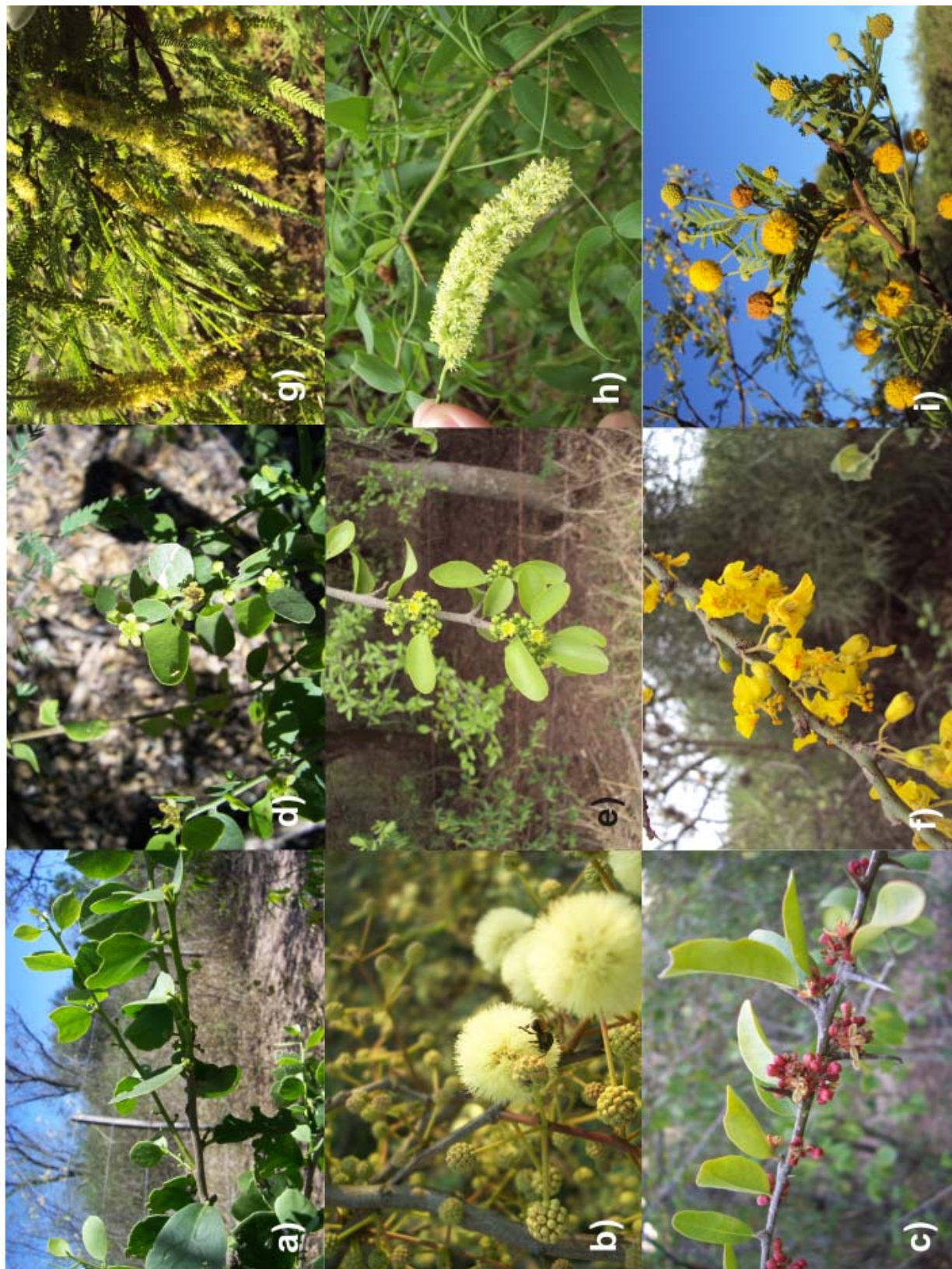


Lámina 4:

Lám. 5. Recursos nectaríferos y poliníferos utilizados por las abejas Meliponini principalmente en primavera, verano y parte de otoño: a) *Sapium haemospermum* “lecherón”; b) *Caesalpinia paraguariensis* “guayacán”; c) *Capparis speciosa* “bola verde”; d) *Prosopis elata* “guachín”; e) *Solanum aridum*; f) *Schinopsis balansae* “quebracho colorado chaqueño”; g) *Prosopis kuntzei* “carandá” o “itín”; h) *Trithrinax schizophylla* “palma de monte”; i) *Capparis tweediana* “sacha membrillo”.



Lámina 5:

4.3. Recursos utilizados por las abejas

Un total de 79 tipos polínicos pertenecientes a 40 familias fueron identificados en los recursos florales (néctar y polen) almacenados en los 26 nidos de abejas consideradas en el presente estudio. Sin embargo, los recursos florales intensivamente forrajeados (> 10%) estuvieron conformados por 19 tipos polínicos pertenecientes a 15 familias de plantas (Tablas 3-8). A continuación se detallan las plantas utilizadas por las tres especies de Meliponini estudiadas. Es necesario destacar que el polen de *Celtis*, *Solanum* y Polygonaceae que aparece en las muestras de miel de las especies de Meliponini, es producto de la contaminación, ya que se trata de plantas que no producen néctar.

4.4. Recursos utilizados por *Tetragonisca fiebrigi* en el Palosantal y en el Quebrachal

4.4.1. Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles

En las mieles de *T. fiebrigi* se identificaron 34 tipos polínicos correspondientes a 18 familias, sólo tres tipos polínicos no fueron identificados (Tabla 3). Un total de 10 tipos polínicos pertenecientes a nueve familias estuvieron altamente representados (> 10 %) (Fig. 5): Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Arecaceae (*Trithrinax schizophylla*), Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Prosopis* sp.), Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Capparidaceae (*Capparis tweediana*-*C. salicifolia* y *Capparis retusa*) y Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*). Las familias representadas en < 10 % fueron Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*), Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae) (*Caesalpinia paraguariensis* y *Cercidium praecox*-*Parkinsonia aculeata*), Bignoniaceae (*Fridericia dichotoma* y *Tabebuia nodosa*-*Tabebuia* sp.), Polygonaceae (*Ruprechtia triflora*), Asteraceae (*Ambrosia* sp., *Parthenium hysterophorus*, *Baccharis* sp.-*Solidago chilensis*, *Tessaria* sp.-*Pterocaulon* sp. y Heliantheae), Malpighiaceae (*Mascagnia brevifolia*), familia no identificada (dos tipos polínicos), Euphorbiaceae (*Croton* sp. y *Sapium haemospermum*), Fabaceae? (tipo *Gleditsia*), Nyctaginaceae (*Boerhavia diffusa*), Apocynaceae (*Aspidosperma* sp.) y Acanthaceae (*Justicia* sp.).

Familia	Tipos polinicos	Tf 1	Tf 2	Tf 5	Tf 6	Tf 7	Tf 10	Tf 12	Tf 13	Tf 14	Tf 15
ACANTHACEAE	<i>Justicia</i> sp.		0,34								
ACHATOCARPACEAE	<i>Achatocarpus praecox</i>					3,02		8,17			6,54
ANACARDIACEAE	<i>Schinopsis</i> sp. - <i>Schinus fasciculatus</i>	63,46	68,60	52,39	11,30					30,60	
APOCYNACEAE	<i>Aspidosperma</i> sp.		0,34								
ARECACEAE	<i>Trithrinax schizophylla</i>			42,82	85,65			0,48			
ASTERACEAE	<i>Ambrosia</i> sp.		0,68			0,60					
	<i>Parthenium hysterophorus</i>				2,39						
	<i>Baccharis</i> sp. - <i>Solidago chilensis</i>		0,68								
	<i>Tessaria</i> sp. - <i>Pterocaulon</i> sp.		0,68								
	<i>Heliantheae</i>										1,94
BIGNONIACEAE	<i>Fridericia dichotoma</i>										1,94
	<i>Tabebuia nodosa</i> - <i>Tabebuia</i> sp.					0,60			2,73		4,12
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. salicifolia</i>										10,41
	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. speciosa</i>						2,28				
	<i>Capparis retusa</i>								24,11		
	<i>Capparis salicifolia</i>					4,83					
	<i>Capparis speciosa</i>									3,47	
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vilis</i> - <i>idaea</i> - <i>Moya spinosa</i>	30,77	25,94	1,60		18,13	89,35				1,94
CELTIDACEAE	<i>Celtis</i> sp.	1,92	0,34		0,65	0,91		12,98	51,15	16,72	2,18
EUPHORBIACEAE	<i>Croton</i> sp.		0,34								
	<i>Sapium haematospermum</i>		0,34					2,40			
FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE	<i>Caesalpinia paraguayensis</i>					6,04			0,21		0,48
	<i>Cercidium praecox</i> - <i>Parkinsonia aculeata</i>					0,30				0,32	3,39
FABACEAE, MIMOSOIDEAE	<i>Acacia aroma</i> - <i>A. curvifructa</i>					0,30					
	<i>Prosopis</i> sp.					46,53	8,37	2,88	8,60	10,41	13,56
FABACEAE	Tipo <i>Gleditsia amorphoides</i>	0,64	0,34					2,88			

[illegible]

Tabla 3. Representatividad (%) de los tipos polínicos presentes en las mieles de los nidos de *Tetragonisca fiebrigi*, ordenados alfabéticamente por familia. Los valores en negrita corresponden a los recursos intensivamente forrajeados (> 10%).











































	Acanthaceae		Achatocarpaceae		Alismataceae- Limnocharitaceae		Amaranthaceae		Anacardiaceae		Apocynaceae		Arecaceae		Asteraceae		Bignoniaceae
	Boraginaceae		Bromeliaceae		Cactaceae, Cereoideae		Capparidaceae		Celastraceae		Celtidaceae		Chenopodiaceae		Cyperaceae		Euphorbiaceae
	Fabaceae?		Fabaceae, Caesalpinioideae		Fabaceae, Mimosoideae		Loranthaceae		Malpighiaceae		Malvaceae		Menyanthaceae		Nyctaginaceae		Olacaceae
	Plantaginaceae		Polygonaceae		Portulacaceae		Ranunculaceae		Rhamnaceae		Santalaceae		Sapotaceae		Simaroubaceae		Solanaceae
	Typhaceae		Ulmaceae		Verbenaceae		Zygophyllaceae		No identificada		Otras						

Figura 4: Tabla de colores y tramas de las familias de plantas presentes en las muestras de miel y masas polínicas utilizadas por las tres especies de abejas *Meliponini* estudiadas.

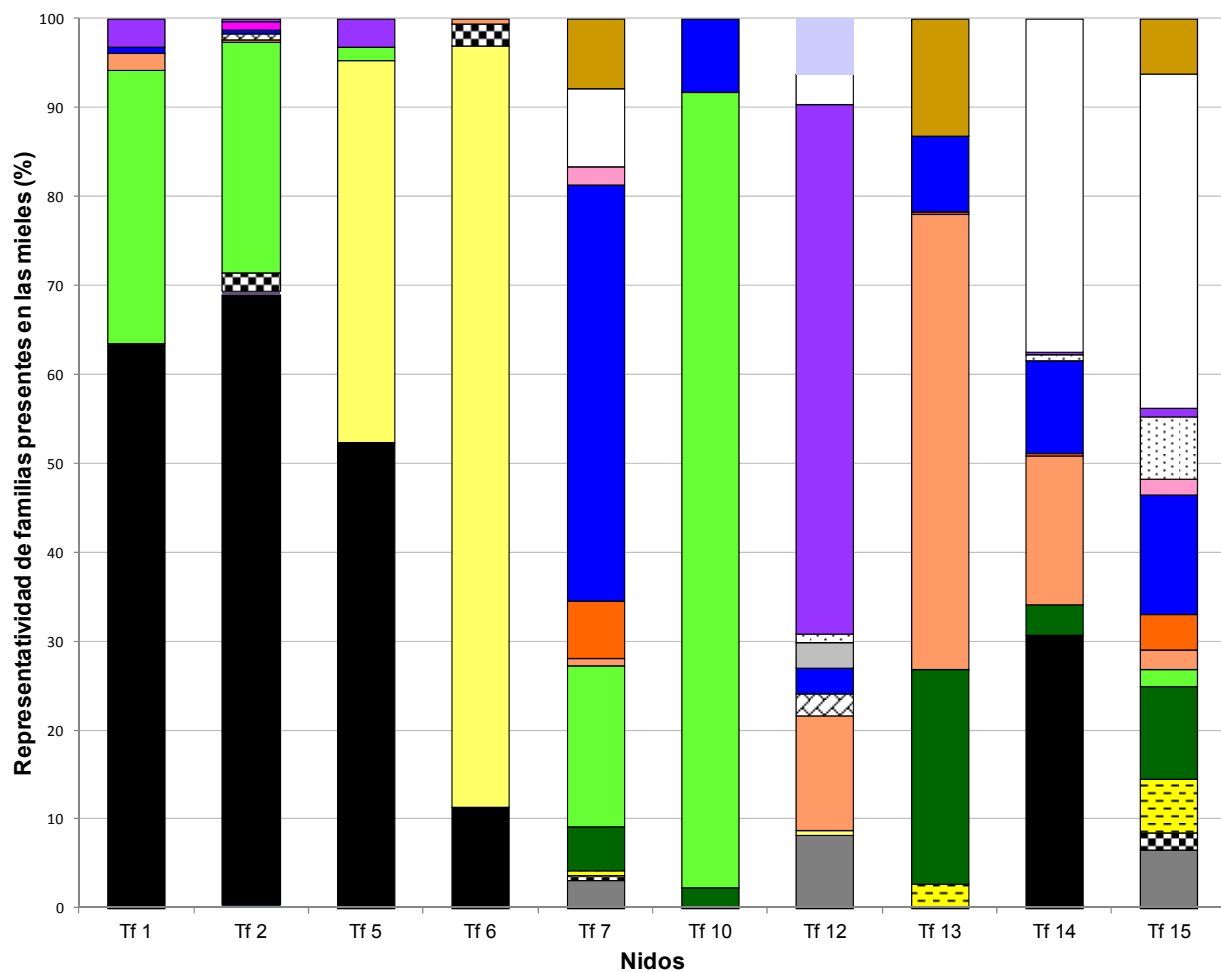


Fig. 5. Familias representadas en las mieles (%) de cada nido de *Tetragonisca fiebrigi*. Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.4.2. Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas

4.4.2.1. Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico

En las masas polínicas de *Tetragonisca fiebrigi* se identificaron 36 tipos polínicos pertenecientes a 22 familias, en tanto que dos tipos no fueron identificados (Tabla 4). Un total de 10 tipos polínicos que representan a 9 familias fueron intensivamente forrajeados ($> 10\%$) (Fig. 6). Ellos fueron Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Prosopis* sp.), Arecaceae (*Trithrinax schizophylla*), Celastraceae

(*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Capparidaceae (*Capparis tweediana*-*C. salicifolia* y *Capparis retusa*), Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*) y Fabaceae? (tipo *Gleditsia amorphoides*). Otras familias estuvieron representadas en < 10 %, estas fueron Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae) (*Pterogyne nitens*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Cercidium praecox*-*Parkinsonia aculeata*), Bignoniaceae (*Fridericia dichotoma*, *Tabebuia nodosa*-*Tabebuia* sp.), Malpighiaceae (*Mascagnia brevifolia*), Asteraceae (*Parthenium hysterophorus*, *Xanthium spinosum*, Heliantheae), Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*), Ulmaceae (*Phyllostylon rhamnoides*), Simaroubaceae (*Castela coccinea*), Santalaceae (*Acanthosyris falcata*), Euphorbiaceae (*Sapium haematospermum*), Polygonaceae (*Ruprechtia triflora*), Bromeliaceae, Loranthaceae (*Struthanthus uraguensis*), Chenopodiaceae, Acanthaceae (*Justicia* sp.), Olacaceae (*Ximenia americana*) y una familia no identificada.

4.4.2.2. Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen

De acuerdo al volumen de los granos de polen recolectados, las familias con mayor aporte en biomasa a la dieta de *Tetragonisca fiebrigi* (> 10 %) fueron Anacardiaceae, Fabaceae (subfamilia Mimosoideae), Arecaceae, Capparidaceae, Celtidaceae, Fabaceae? (tipo *G. amorphoides*), Sapotaceae, Malpighiaceae, Bignoniaceae, Rhamnaceae y Euphorbiaceae. Para la mayoría de los nidos (1, 2, 5, 6, 12, 13 y 18), los valores de Chi cuadrado mostraron que no hubo diferencias significativas entre ambos tipos de conteo (clásico y afectado por volumen) (Apéndice II). El recuento afectado por volumen sumó a *Tabebuia nodosa*-*Tabebuia* sp. (Bignoniaceae), *Sapium haematospermum* (Euphorbiaceae) y *Mascagnia breviflora* (Malpighiaceae) a la lista de los tipos polínicos más importantes en la dieta, mientras que desestimó a *Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa* (Celastraceae) por presentar valores inferiores al 10 % en volumen.

Familia	Tipo polinico	Num % Tf1	Vol % Tf1	Num % Tf2	Vol % Tf2	Num % Tf5	Vol % Tf5	Num % Tf6	Vol % Tf6	Num % Tf7	Vol % Tf7	Num % Tf10	Vol % Tf10	Num % Tf12	Vol % Tf12	Num % Tf13	Vol % Tf13	Num % Tf15	Vol % Tf15	Num % Tf18	Vol % Tf18
ACANTHACEAE	<i>Justicia</i> sp.	0,07	0,24																		
ACHATOCARPACEAE	<i>Achatocarpus praecox</i>	3,07	2,83							0,81	0,77			2,06	1,82			0,03	0,03		
ANACARDIACEAE	<i>Schinopsis</i> sp. - <i>Schinus fasciculatus</i>	73,19	65,64	100	100	40,59	46,32	42,67	57,67											42,32	53,27
ARECACEAE	<i>Trithinax schizophylla</i>	0,13	0,06			42,90	32,59	56,89	42,03	0,95	0,41			0,05	0,02					49,13	28,51
ASTERACEAE	<i>Parthenium hysterophorus</i>					6,96	1,60	0,15	0,03											0,12	0,02
	<i>Xanthium spinosum</i>	0,05	¿?									0,07	¿?								
	Heliantheae									1,87	0,61										
BIGNONIACEAE	<i>Fridericia dichotoma</i>									0,14	0,33										
	<i>Tabebuia nodosa</i> - <i>Tabebuia</i> sp.									2,33	2,89										
BROMELIACEAE	Bromeliaceae															0,51	0,53				
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. salicifolia</i>	0,82	1,40							1,59	2,82	12,67	19,44	2,20	3,62	0,58	1,41	2,37	4,11	0,05	0,12
	<i>Capparis atamisquea</i>					0,32	0,16			2,68	0,79										
	<i>Capparis retusa</i>					1,21	1,41			1,52	1,01					38,85	35,57				
	<i>Capparis speciosa</i>									5,01	4,35										
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vitis-idaea</i> - <i>Moya spinosa</i>									30,65	7,11	37,60	7,54	0,61	0,13	14,79	4,71	0,77	0,17	0,34	0,11
CELTIDACEAE	<i>Celtis</i> sp.	0,63	0,32			5,52	5,11	0,29	0,26	3,42	1,82			3,19	1,57	29,43	21,47	3,07	1,59	0,47	0,33
CHENOPODIACEAE	Chenopodiaceae													0,09	¿?						
EUPHORBIACEAE	<i>Sapium haematospermum</i>	0,01	0,04											0,14	0,44						
FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE	<i>Pterogyne nitens</i>					1,69	10,03														
	<i>Caesalpinia paraguayensis</i>																				
	<i>Cercidium praecox</i> - <i>Parkinsonia aculeata</i>	1,66	5,15							2,08	6,70					0,04	0,16				
FABACEAE, MIMOSIOIDEAE	<i>Acacia aroma</i> - <i>A. curviflora</i>	0,05	0,05							1,13	1,00	0,47	0,36					9,35	8,10		
	Ingeae (mónades sueltas)	0,15	¿?							0,04	0,05	0,07	0,08	0,09	0,12						
	<i>Mimosa detinens</i>					0,07	0,02														
	<i>Prosopis</i> sp.					0,23	0,73														
FABACEAE	Tipo <i>Gleditsia amorphoides</i>	11,69	20,74							25,26	46,54	44,27	70,51	30,39	51,78	11,85	29,99	24,05	43,28	7,08	17,37
LORANTHACEAE	<i>Struthanthus uraguensis</i>													24,67	25,30	3,81	5,80				
MALPIGHIACEAE	<i>Mascagnia brevifolia</i>					0,18	0,56			0,07	0,12					0,14	0,35				
						0,34	1,47			6,77	16,71							2,10	5,07		

[illegible]

Tabla 4. Representatividad (%) de los tipos polínicos presentes en las masas de polen de los nidos de *Tetragonisca fefbrigi*, ordenados alfabéticamente por familia. A la izquierda de cada columna se observa el porcentaje del conteo clásico o numérico (Num %) y a la derecha el porcentaje ajustado por volumen (Vol %). Los valores en negrita corresponden a los recursos intensivamente forrajeados (> 10%).

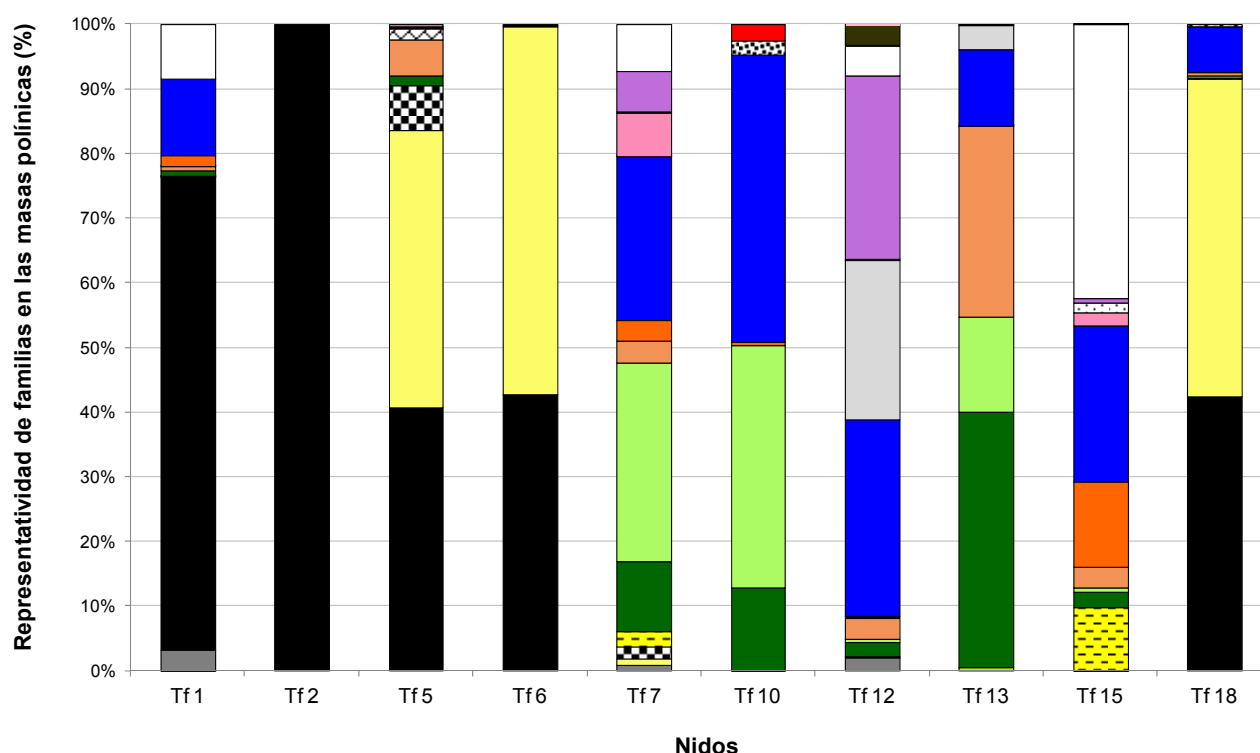


Fig. 6. Familias representadas en las masas polínicas (%) de cada nido de *Tetragonisca fiebrigi* (conteo clásico). Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.4.3. Análisis de la variabilidad entre los nidos de *Tetragonisca fiebrigi*

En el dendrograma de las muestras de *Tetragonisca fiebrigi* (Fig. 7) se reconocen dos grandes grupos separados a un muy bajo nivel de similitud de 0,1. El grupo A, con 11 muestras, se compone de 4 subgrupos que se separan a valores bajos de similitud de entre 0,2 y 0,3. El subgrupo A está compuesto por las muestras del nido 12 (Tf 12 M prim. Q y Tf 12 P prim. Q) (léanse muestra 12 de miel de primavera del Quebrachal y muestra 12 de polen de primavera del Quebrachal), el subgrupo B por las muestras del nido 13, el subgrupo C por las muestras Tf 10 M inv. P, Tf 7 P ver. P, Tf 10 P inv. P y Tf 7 M ver. P, y el subgrupo D por las muestras Tf 14 M prim. P, Tf 15 M prim P y Tf 15 P prim. P.

El grupo B contiene 2 subgrupos formados a un valor medio de similitud de 0,4. El subgrupo A está formado por las 4 muestras de los nidos 1 y 2, y el subgrupo B por ambas reservas de los nidos 5 y 6 y por la muestra Tf 18 P inv. Q.

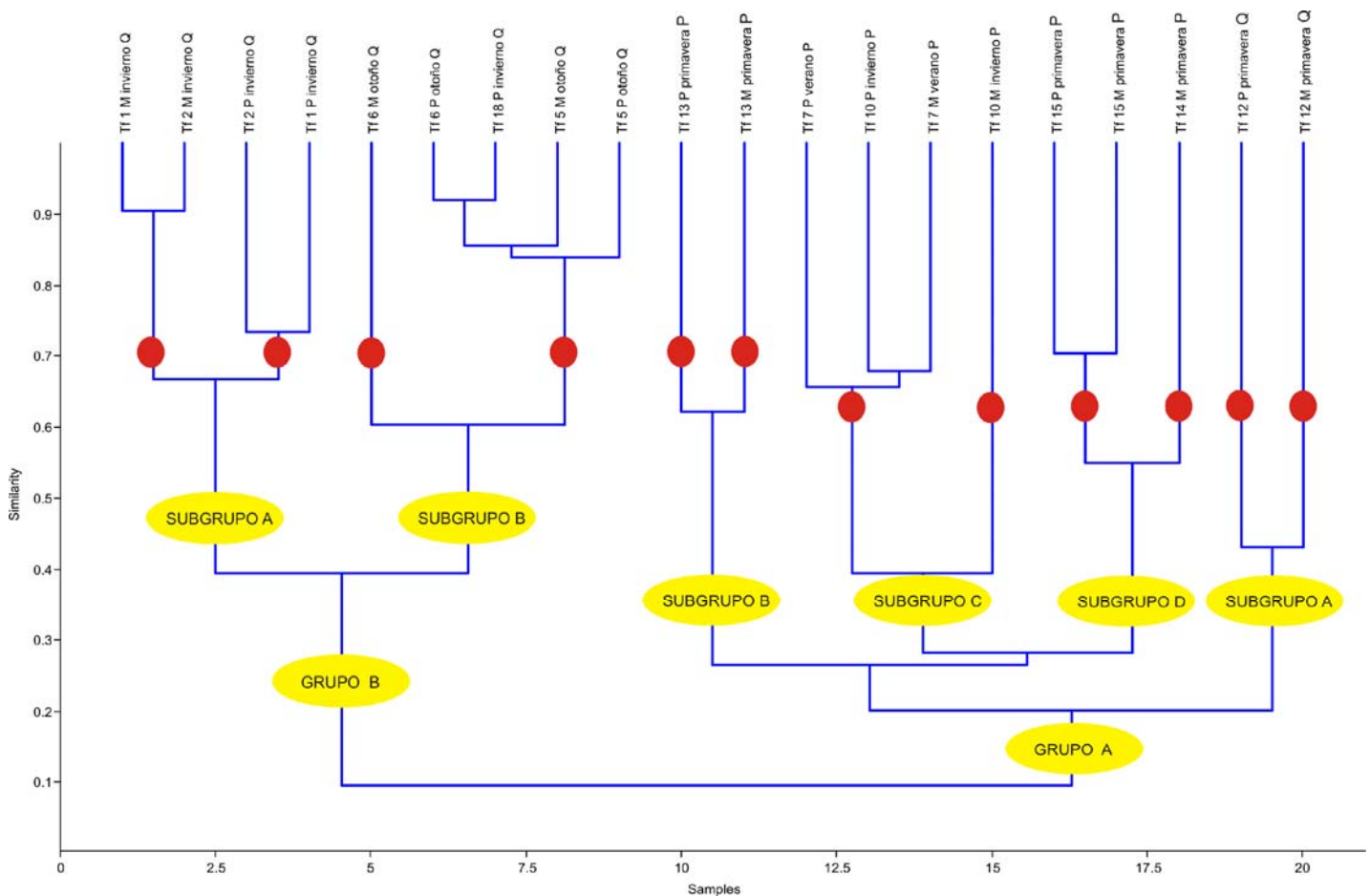
Al observar los valores de porcentaje de la matriz básica de datos se pudieron brindar las explicaciones que causaron los agrupamientos:

Las muestras del grupo A son bastante heterogéneas respecto a las familias que dominaron su composición polínica, al contrario de aquellas del grupo B que estuvieron dominadas por Anacardiaceae o por Arecaceae. Los 4 subgrupos del grupo A se diferenciaron por la abundancia polínica de diferentes familias, así el subgrupo A se caracterizó por la abundancia de Rhamnaceae, el subgrupo B por la abundancia de Celtidaceae y Capparidaceae, el subgrupo C por la abundancia de Celastraceae y Fabaceae (Mimosoideae) y el subgrupo D por la abundancia de Sapotaceae. Cada uno de estos subgrupos poseyó 2 conjuntos diferenciados por la dominancia y/o codominancia de algunas de sus familias constituyentes. Así, el subgrupo A poseyó un conjunto (Tf 12 M prim. Q) dominado por Rhamnaceae (59,61 %) y otro codominado con Fabaceae (Mimosoideae) y Fabaceae? (Tf 12 P prim. Q); el subgrupo B poseyó un conjunto (Tf 13 M prim. P) dominado por Celtidaceae y secundariamente compuesto por Capparidaceae y Zygophyllaceae, mientras que el otro conjunto (Tf 13 P prim. P) estuvo codominado por Capparidaceae, Celtidaceae, Celastraceae y Fabaceae (Mimosoideae); el subgrupo C poseyó un conjunto dominado por Celastraceae (Tf 10 M inv. P) y otro con codominancia y/o dominancia ya sea de Celastraceae o de Fabaceae (Mimosoideae); y el subgrupo D está compuesto por 2 conjuntos, uno codominado por Sapotaceae, Fabaceae (Mimosoideae), Capparidaceae (en miel) (Tf 15 M prim. P) o Fabaceae (Caesalpinioideae) y Bignoniaceae (en polen) (Tf 15 P prim. P); mientras que el otro conjunto estuvo codominado por Sapotaceae, Anacardiaceae, Celtidaceae y Fabaceae (Mimosoideae) (Tf 14 M prim. P).

Es importante destacar que las muestras de *T. fiebrigi* se agruparon de acuerdo al tipo de bosque (Quebrachal vs. Palosantal) y a la pertenencia de

ambas reservas a un mismo nido. Sin embargo, las muestras no se agruparon de acuerdo al tipo de reserva analizada ni a la estación en las que fueron recolectadas (Fig. 7).

Fig. 7. Dendrograma de las muestras de miel (M) y polen (P) de los nidos de *T. fiebrigi*, de las cuatro estaciones y de los dos tipos de bosque: Quebrachal (Q) y Palosantal (P). Se observan los grupos, subgrupos y conjuntos formados a diferentes niveles de similitud (máxima similitud = 1).



El Análisis de Componentes Principales coincidió sólo parcialmente en la conformación de los mismos grupos de muestras observados mediante el Análisis de Agrupamiento (Figs 8 y 9). El Componente principal 1 (Figs 8 y 9) segregó a Tf 2 M inv. Q por un lado (dominado por Anacardiaceae y Celastraceae) y a Tf 12 M prim. Q y Tf 12 P prim. Q por otro (con abundancia de Rhamnaceae) del resto de las muestras; el Componente principal 2 separó a Tf 2 M inv. Q de las dos muestras del nido 15 (la de miel codominada por Sapotaceae, Fabaceae (Mimosoideae) y Capparidaceae, y la de polen por

Sapotaceae, Fabaceae (Mimosoideae), Fabaceae (Caesalpinioideae) y Bignoniaceae); mientras que el Componente principal 3 separó las dos muestras del nido 12 (la de miel dominada por Rhamnaceae y la de polen codominada por Rhamnaceae, Fabaceae (Mimosoideae) y Fabaceae?) (Fig. 9). Los primeros 7 componentes principales explicaron > 79 % de la variabilidad existente entre las muestras (Apéndice III), debido a que un número relativamente moderado de muestras fueron diferentes entre sí.

En las Figuras 10 y 11 y Apéndice IV se observa muy claramente que las familias Anacardiaceae y Arecaceae son las que más aportan al primer componente principal, las familias Fabaceae (Mimosoideae), Celastraceae, Sapotaceae, Arecaceae y Capparidaceae al segundo componente, y las familias Sapotaceae y Celastraceae al tercero. Los 6 primeros componentes explican > 94 % de la variabilidad existente, indicando que la variabilidad hallada entre las muestras es debida a relativamente pocas familias (Apéndice III).

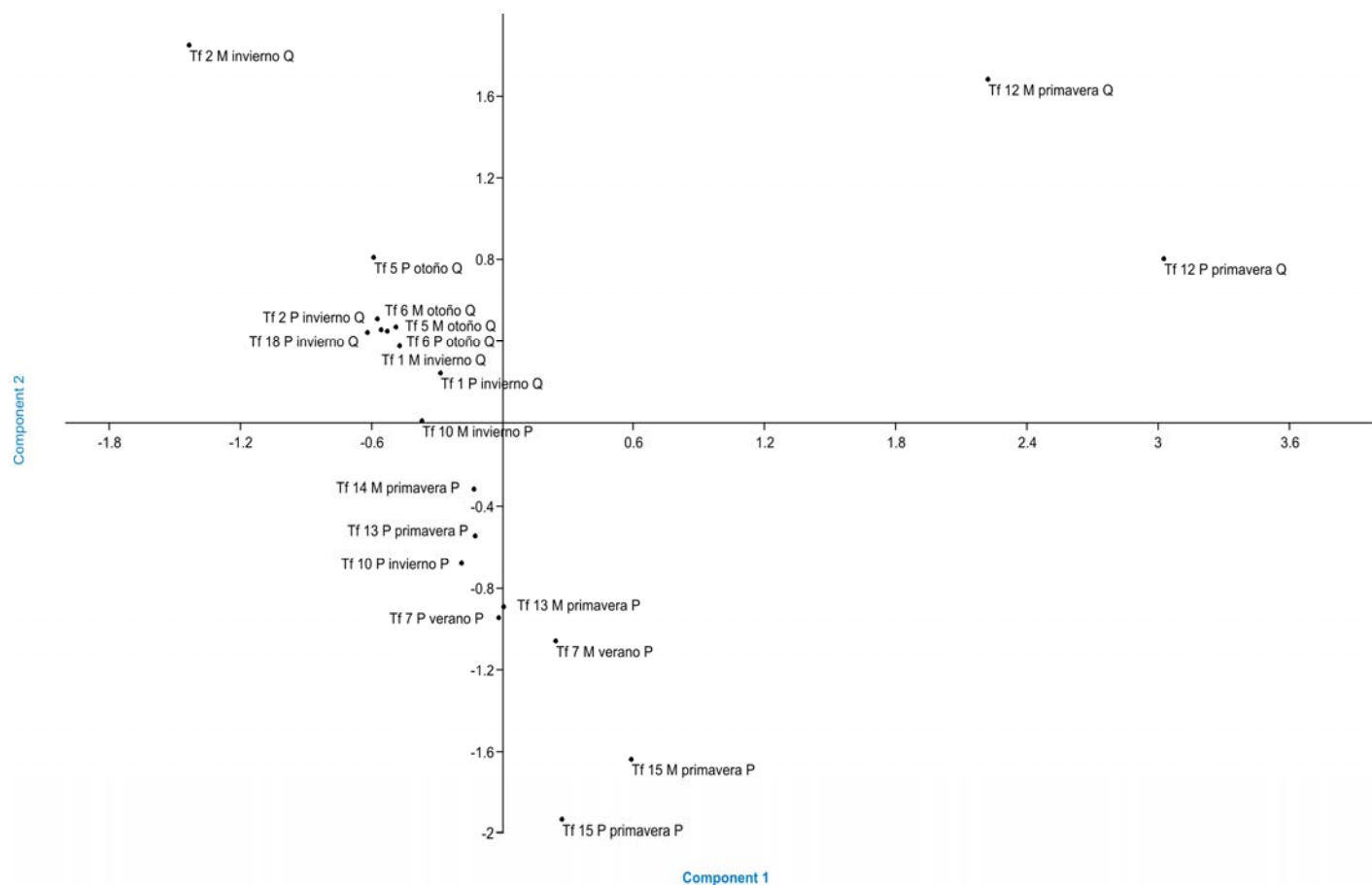
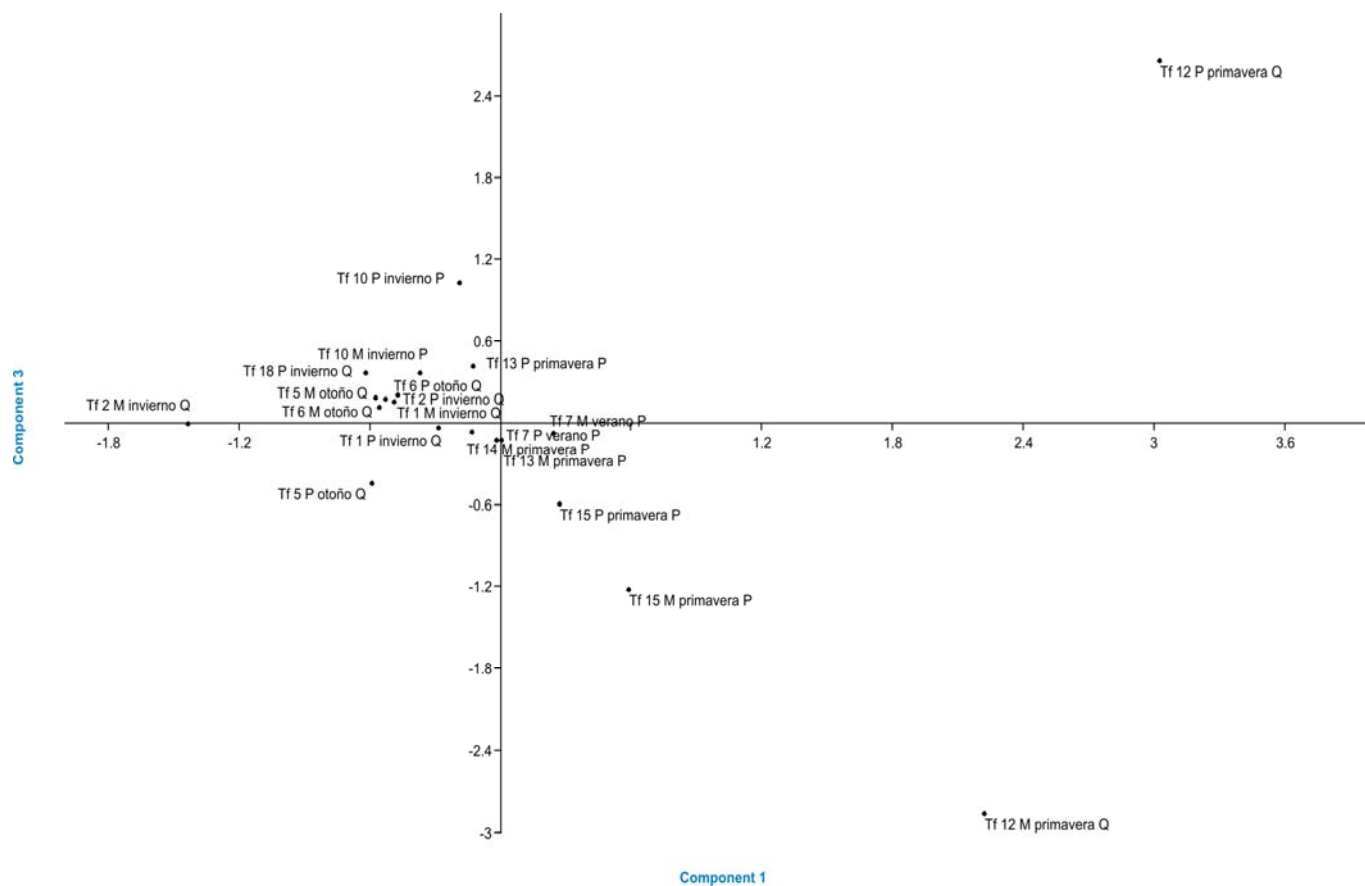


Fig. 8. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *T. fiebrigi* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 9. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *T. fiebrigi* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 3.



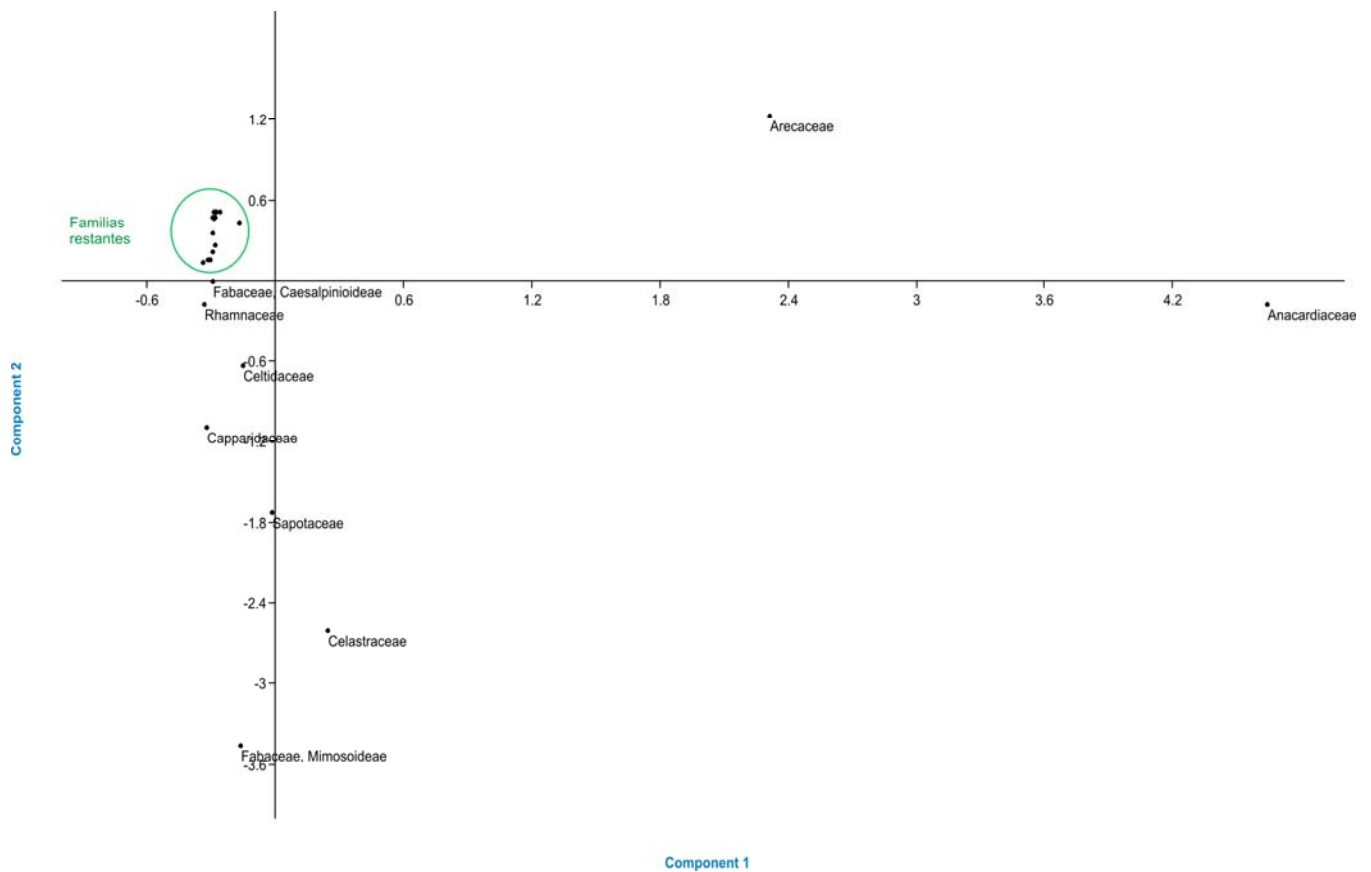
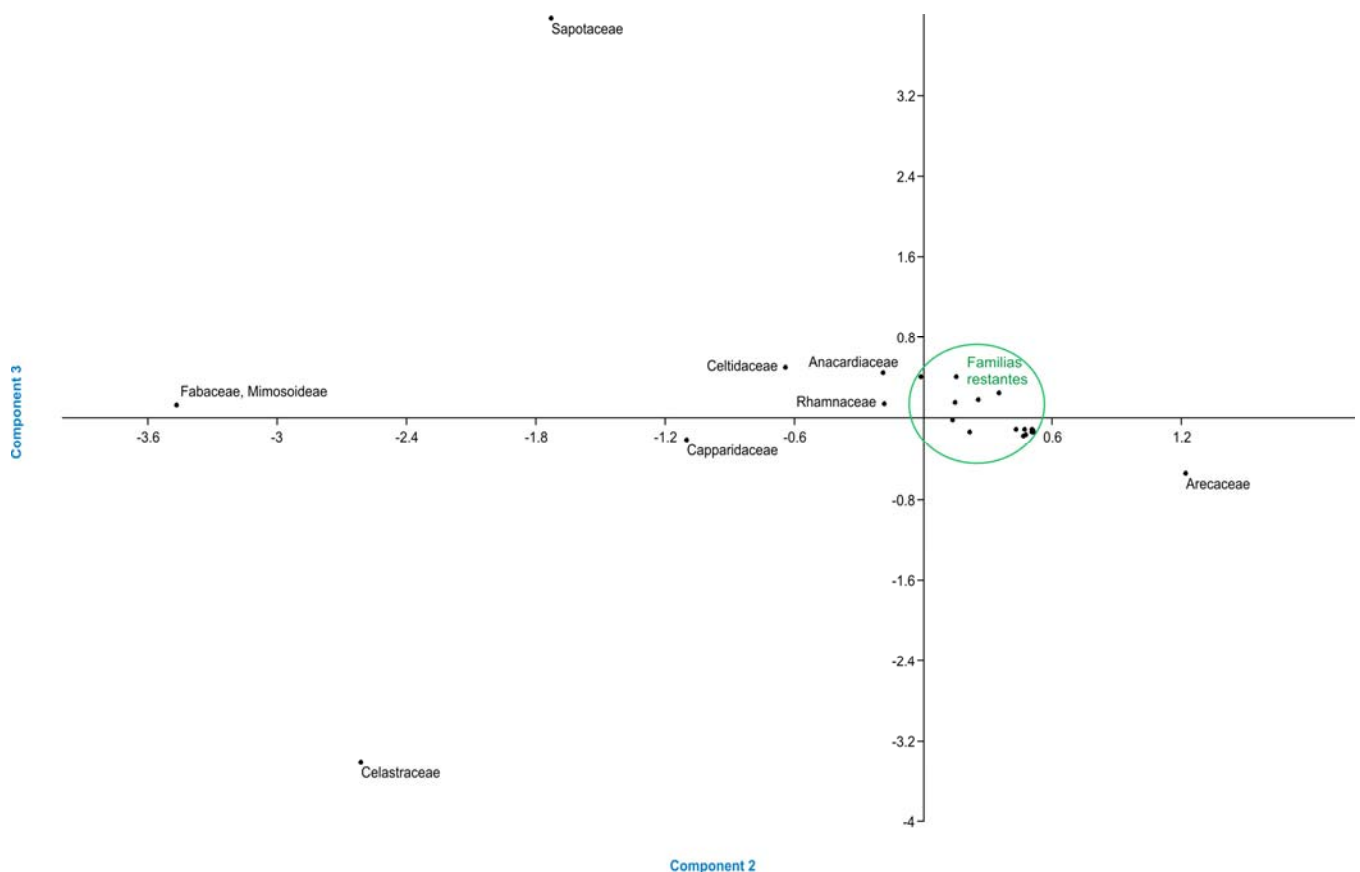


Fig. 10. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *T. fiebrigi* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 11. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *T. fiebrigi* de acuerdo a los Componentes Principales 2 y 3.



4.5. Recursos utilizados por *Melipona orbignyi* en el Palosantal

4.5.1. Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles

Un total de 24 tipos polínicos correspondientes a 16 familias fueron identificadas en las mieles de *M. orbignyi* (Tabla 5). De éstos, 10 tipos polínicos pertenecientes a ocho familias estuvieron altamente representados (> 10 %) (Fig. 12): Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Acacia praecox*-*A. furcatispina*-*A. bonariensis* y *Prosopis* sp.), Capparidaceae (*Capparis retusa* y *Capparis speciosa*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Solanaceae (*Solanum* sp. (ca. 14 µm)), Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*) y Olacaceae (*Ximenia americana*). Las familias representadas en < 10 % fueron Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*), Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*), Apocynaceae?, Ranunculaceae (*Clematis montevidensis*), Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae) (*Cercidium praecox*-*Parkinsonia aculeata*), Bignoniaceae (*Tabebuia nodosa*-*Tabebuia* sp.), Cactaceae (subfamilia Cereoideae) (Cactaceae Cereoideae 1), Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*) y Polygonaceae (*Ruprechtia triflora*).

Tabla 5. Representatividad (%) de los tipos polínicos presentes en las mieles de los nidos de *Melipona orbignyi*, ordenados alfabéticamente por familia. Los valores en negrita corresponden a los recursos intensivamente forrajeados (> 10%).

Familia	Tipo polínico	Mo 1	Mo 4	Mo 5	Mo 6	Mo 7	Mo 8	Mo 10	Mo 11
ACHATOCARPACEAE	<i>Achatocarpus praecox</i>						0,23		
ANACARDIACEAE	<i>Schinopsis</i> sp.- <i>Schinus fasciculatus</i>							53,89	
APOCYNACEAE?	Apocynaceae?		6,04				0,23		
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia nodosa-Tabebuia</i> sp.				0,22		0,46		
CACTACEAE, CEREIOIDEAE	Cactaceae Cereoideae 1				0,45				
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tweediana-C. speciosa</i>		5,37						
	<i>Capparis retusa</i>				59,06	64,41		19,96	
	<i>Capparis speciosa</i>						45,03		
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vitis-idaea-Moya spinosa</i>	3,45	4,03	95,01	13,87	2,19	1,62	0,60	45,57
FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE	<i>Cercidium praecox-Parkinsonia aculeata</i>				0,45		0,69		
FABACEAE, MIMOSOIDEAE	<i>Acacia aroma-A. curvifructa</i>		0,67	1,66			0,23		
	<i>Acacia praecox-A. furcatispina-A. bonariensis</i>		6,71		0,67	0,80	0,46		31,65
	<i>Albizia inundata</i> (pollade)	3,45	1,34	0,28	0,67		0,23		
	<i>Mimosa detinens</i>				0,67	0,80	1,85		
	<i>Prosopis</i> sp.	27,59	63,76	1,11	19,46	1,79	25,64	0,40	10,13
NYCTAGINACEAE	<i>Pisonia zapallo</i>		4,70						5,06
OLACACEAE	<i>Ximenia americana</i>		1,34		0,22		17,78		
POLYGONACEAE	<i>Ruprechtia triflora</i>				0,22				
RANUNCULACEAE	<i>Clematis montevidensis</i>						0,23		1,27
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus mistol</i>	13,79	6,04	1,94	1,57		0,46	0,20	6,33
SAPOTACEAE	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	3,45			2,24		2,54		
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp. (ca. 18 µm)				0,22	0,99			
	<i>Solanum</i> sp. (ca. 14 µm)	48,28				3,18		18,96	
ZYGOPHYLLACEAE	<i>Bulnesia samientoi</i>					25,84	2,31	5,99	
16 familias	24 tipos polínicos	100	100	100	100	100	100	100	100

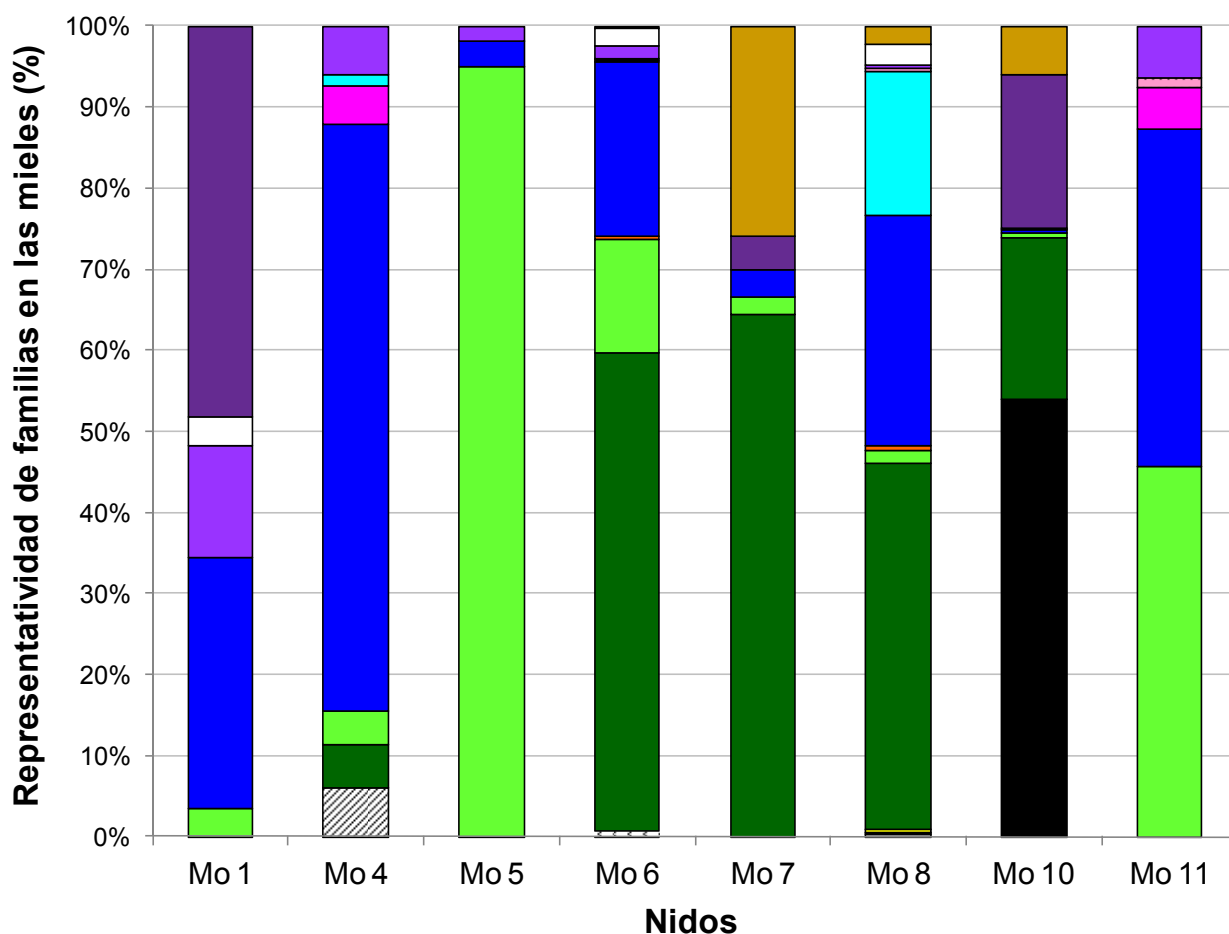


Fig. 12. Familias representadas en las mieles (%) de cada nido de *Melipona orbignyi*. Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.5.2. Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas

4.5.2.1. Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico

En las masas polínicas de *M. orbignyi* se identificaron 25 tipos polínicos pertenecientes a 15 familias, en tanto que dos tipos no fueron identificados (Tabla 6). Los recursos poliníferos más forrajeados (> 10 %) estuvieron representados por ocho tipos polínicos que representan a seis familias (Fig. 13). Ellos fueron Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Acacia praecox*-*A. furcatispina*-*A. bonariensis* y *Prosopis* sp.), Capparidaceae (*Capparis retusa* y

Capparis speciosa), Solanaceae (*Solanum* sp. (ca. 14 µm)), Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), Olacaceae (*Ximenia americana*) y Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*). Las familias representadas en < 10 % fueron Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae) (*Cercidium praecox-Parkinsonia aculeata*), Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea-Moya spinosa*), Ranunculaceae (*Clematis montevidensis*), Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Bignoniaceae (*Fridericia dichotoma* y *Tabebuia nodosa-Tabebuia* sp.), Loranthaceae (*Tripodanthus acutifolius*), Simaroubaceae (*Castela coccinea*), Arecaceae (*Trithrinax schizophylla*) a los que se suman dos familias no identificadas.

Tabla 6. Representatividad (%) de los tipos polínicos presentes en las masas de polen de los nidos de *Melipona orbignyi*, ordenados alfabéticamente por familia. A la izquierda de cada columna se observa el porcentaje del conteo clásico o numérico (Num %) y a la derecha el porcentaje ajustado por volumen (Vol %). Los valores en negrita corresponden a los recursos intensivamente forrajeados (> 10%).

Familia	Tipo polínico	Num % Mo 1	Num % Mo 4	Num % Mo 5	Num % Mo 6	Num % Mo 7	Num % Mo 8	Num % Mo 9	Num % Mo 10	Num % Mo 11
ANACARDIACEAE	<i>Schinopsis</i> sp. - <i>Schinus fasciculatus</i>		12,95 12,52					4,33 14,10	88,75 92,20	
ARECACEAE	<i>Trithrinax schizophylla</i>		0,04 0,02							
BIGNONIACEAE	<i>Fridericia dichotoma</i>		0,04 0,10							
CAPPARIDACEAE	<i>Tabebuia nodosa-Tabebuia</i> sp.		0,22 ¿?	0,42 ¿?		0,32 ¿?				
	<i>Capparis retusa</i>		14,73 9,72		14,16 4,78	84,74 77,48		9,60 21,32	4,69 3,32	
	<i>Capparis speciosa</i>	0,66 0,42	4,65 3,99				30,69 63,02		0,31 0,29	
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vilis-idaea-Moya spinosa</i>	1,32 0,23	2,69 0,65	0,84 0,11						1,89 0,25
FABACEAE; CAESALPINIOIDEAE	<i>Cercidium praecox-Parkinsonia aculeata</i>		0,91 0,80	0,84 0,39	3,98 1,79		2,97 6,24			
FABACEAE; MIMOSOIDEAE	<i>Acacia aroma-A. curvifructa</i>	0,33 0,33								
	<i>Acacia praecox-A. furcatispina-A. bonariensis</i>		1,95 3,42	2,51 2,36	2,65 2,37					52,83 50,20
	<i>Albizia inurndata</i> (pollade)	0,66 4,75	1,26 12,28	5,02 26,26	4,87 24,25					1,89 10,00
	<i>Mimosa deltinens</i>		0,26 0,04			0,65 0,14		0,62 0,33		
	<i>Prosopis</i> sp.		65,46 88,55 27,02 49,30	66,95 65,54 71,24 66,45	20,51	2,64 11,51	1,56 3,06		37,74 37,42	
LORANTHACEAE	<i>Tripodanthus acutifolius</i>		0,04 ¿?				0,33 ¿?			
NYCTAGINACEAE	<i>Pisonia zapallo</i>	0,33 0,29	0,56 0,66		0,44 0,27					1,89 1,20
OLACACEAE	<i>Ximenia americana</i>		12,99 1,55	0,42 0,03			61,72 17,55			
RANUNCULACEAE	<i>Clematis montevidensis</i>		0,13 0,06				0,33 0,36			3,77 0,93
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus mistol</i>		0,13 0,05				0,99 0,98			
SAPOTACEAE	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	2,30 0,73	2,82 1,21	23,01 5,31	0,44 0,10	0,65 0,39	0,33 0,34			
SIMAROUBACEAE	<i>Castela coccinea</i>		0,09 0,05							
SOLANACEAE	<i>Solanum</i> sp. (ca. 18 µm)	0,66 ¿?	0,17 ¿?							
ZYGOPHYLLACEAE	<i>Solanum</i> sp. (ca. 14 µm)	28,29 4,69	15,29 3,42					84,83 63,84	4,69 1,13	
	<i>Bulnesia sarmentoi</i>		0,83 0,16			5,52 1,48		0,62 0,40		
	No identificado 5		0,13 ¿?		1,33 ¿?					
	No identificado 6		0,09 ¿?		0,88 ¿?					
15 familias + 2 tipos polínicos no identificados		100	100	100	100	100	100	100	100	100
25 tipos polínicos										

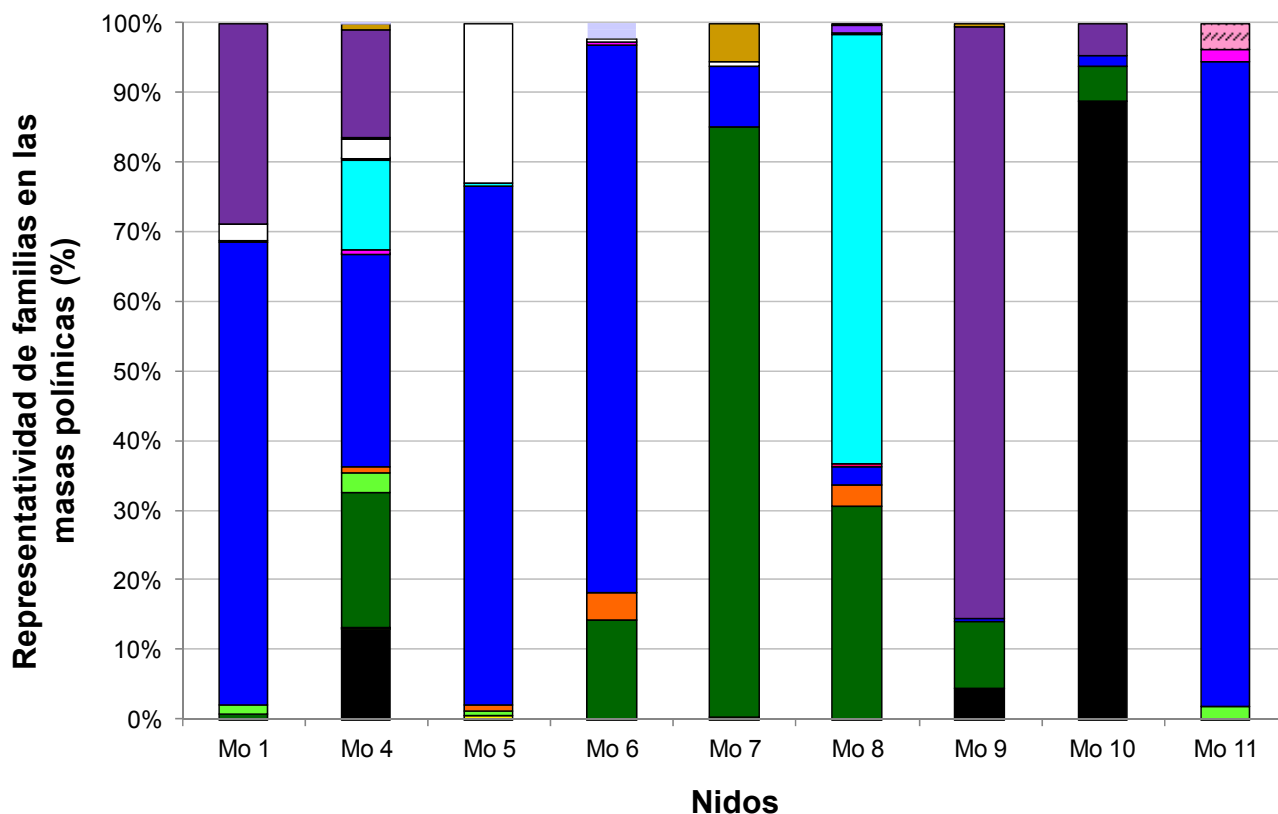


Fig. 13. Familias representadas en las masas polínicas (%) de cada nido de *Melipona orbignyi* (conteo clásico). Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.5.2.2. Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen

De acuerdo al volumen de los granos de polen recolectados, las familias con mayor aporte en biomasa a la dieta de *Melipona orbignyi* (> 10 %) fueron Fabaceae (subfamilia Mimosoideae), Capparidaceae, Solanaceae, Anacardiaceae, Olacaceae y Sapotaceae. Para la mayoría de los nidos (1, 4, 5, 6, 8 y 9), los valores de Chi cuadrado mostraron que hubo diferencias significativas entre ambos tipos de conteo (clásico y afectado por volumen) (Apéndice II). El recuento afectado por volumen sumó a *Albizia inundata* (Fabaceae, Mimosoideae) a la lista de los tipos polínicos más importantes en la dieta.

4.5.3. Análisis de la variabilidad entre los nidos de *Melipona orbignyi*

En el dendrograma (Fig. 14) se reconoce un pequeño grupo (grupo A) constituido por las muestras 9 P ver. (subgrupo A), 10 P ver. y 10 M ver. (subgrupo B) (léanse muestra 9 de polen de verano, muestra 10 de polen de verano y muestra 10 de miel de verano), que se separan del resto de las muestras (grupo B) a un nivel bajo de similitud de entre 0,1 y 0,2.

Este gran grupo de 14 nidos (grupo B) se escinde en dos subgrupos a un nivel bajo de similitud de 0,2. El subgrupo A está compuesto por las muestras 8 P prim., 8 M prim., 6 M prim., 7 P prim. y 7 M prim., donde 8 P prim. se encuentra aislada del resto y las restantes cuatro muestras forman 2 conjuntos con 2 muestras cada uno, ambos separados por un alto nivel de similitud de entre 0,7 y 0,8. Uno de estos conjuntos está compuesto por las muestras 8 M prim. y 6 M prim. y el otro por las muestras 7 M prim. y 7 P prim. El subgrupo más grande (subgrupo B, con 9 muestras), se compone de dos conjuntos, uno formado por las muestras 5 M prim. y 11 M inv., estrechamente asociados a un nivel de similitud cercano a 0,5. El otro conjunto se subdivide en dos subconjuntos, uno pequeño formado por las muestras 1 M ver. y 4 P prim., y otro más grande de 5 muestras bastante relacionadas entre sí: 1 P ver., 5 P prim., 4 M prim., 6 P prim. y 11 P inv.

Al observar los valores de porcentaje de la matriz básica de datos se pudieron brindar las explicaciones que causaron los agrupamientos:

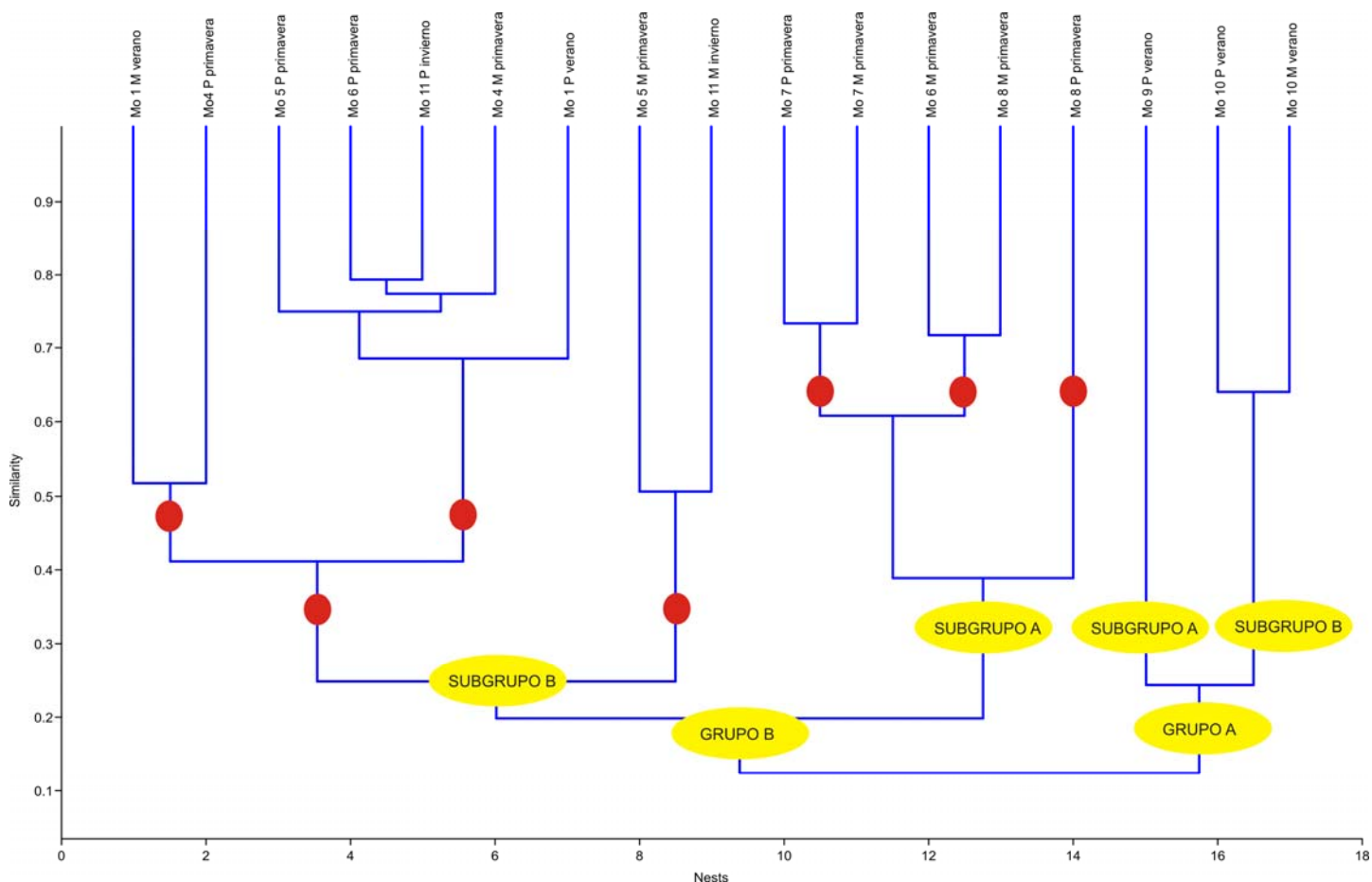
El grupo A contiene una combinación de escasos tipos polínicos, dominados ya sea por Anacardiaceae (muestras 10 P ver. y 10 M ver.) o por Solanaceae (9 P ver.), secundariamente se observa Capparidaceae.

La mayoría de las muestras del grupo B están compuestas por muchos tipos polínicos y dominadas por Fabaceae (Mimosoideae) y Capparidaceae. El subgrupo A se compone de 5 muestras compuestas por muchos tipos polínicos y elevados porcentajes de Capparidaceae. En cambio, el subgrupo B contiene 2 conjuntos notoriamente diferentes, el más grande (7 muestras) con elevados porcentajes de Fabaceae (Mimosoideae), raramente dominadas por otras familias (Solanaceae, muestra 1 M ver.). El otro conjunto (2 muestras) se

caracteriza por estar dominado por Celastraceae, a veces junto a Fabaceae (Mimosoideae).

Menos de la mitad de las muestras del dendrograma se agruparon de acuerdo a su estacionalidad (8 muestras: grupo A (verano) y subgrupo A del grupo B (primavera)), o de acuerdo a la similitud intranidal de la composición polínica del polen y la miel (6 muestras: nidos 7, 8 y 10). Sin embargo, las muestras no formaron grupos de acuerdo al tipo de reserva (es decir, las muestras de polen se agruparon con las de miel), excepto 2 muestras de miel dominadas por la familia Celastraceae (5 M prim. y 11 M inv.).

Fig. 14. Dendrograma de las muestras de miel (M) y polen (P) de los nidos de *M. orbignyi*, de las tres estaciones analizadas. Se observan los grupos, subgrupos y conjuntos formados a diferentes niveles de similitud (máxima similitud = 1).



El Análisis de Componentes Principales coincidió en la conformación de los grupos de muestras observados mediante el Análisis de Agrupamiento (Figs 15 y 16).

En el gráfico de los componentes principales 1 y 2 de las muestras de miel y polen (Fig. 15) provenientes de una matriz en modo Q (en el que las unidades del análisis son las muestras) se observan los mismos agrupamientos hallados mediante el dendrograma (Fig. 14). Tres de ellos resultaron fuertemente influenciados por el componente 1, siendo el grupo de la izquierda dominado por Fabaceae (Mimosoideae), el de la derecha arriba por Anacardiaceae o por Solanaceae y el de la derecha abajo por Capparidaceae, estos últimos dos grupos muy influenciados por el Componente 2. En el gráfico de los componentes 1 y 3 (Fig. 16) se observa que las muestras 5 M prim. y 11 M inv. formaron un grupo aislado ya que poseen valores extremos del Componente 3. La variabilidad existente entre las muestras fue explicada principalmente por los primeros 11 componentes principales (los tres primeros sólo explicaron > 30 % de la variabilidad) (Apéndice V), esto es debido a que gran parte de las muestras analizadas poseyeron gran heterogeneidad en su composición polínica.

Al analizar la misma matriz en modo R (en el que las unidades del análisis son las familias), se observa muy claramente que la familia Fabaceae (Mimosoideae) es la que más aportó al primer componente principal, la familia Capparidaceae al segundo componente, y las familias Solanaceae, Anacardiaceae y Celastraceae al tercero (Apéndice VI; Figs 17 y 18). Los tres primeros componentes explicaron > 75 %, mientras que los 6 primeros explicaron > 99 %, indicando que la variabilidad hallada entre las muestras fue debida a unas pocas familias (Apéndice V).

El Análisis de Componentes Principales agrupó las muestras de acuerdo a su composición polínica (dominancia de ciertas familias y el número de tipos polínicos presentes), de la misma manera en que lo hizo el Análisis de agrupamiento previamente realizado. Es importante destacar que ambos análisis no agruparon las muestras según el tipo de reserva ni el nido al cual éstas pertenecían, tampoco de acuerdo a la estación del año en la que fueron recolectadas.

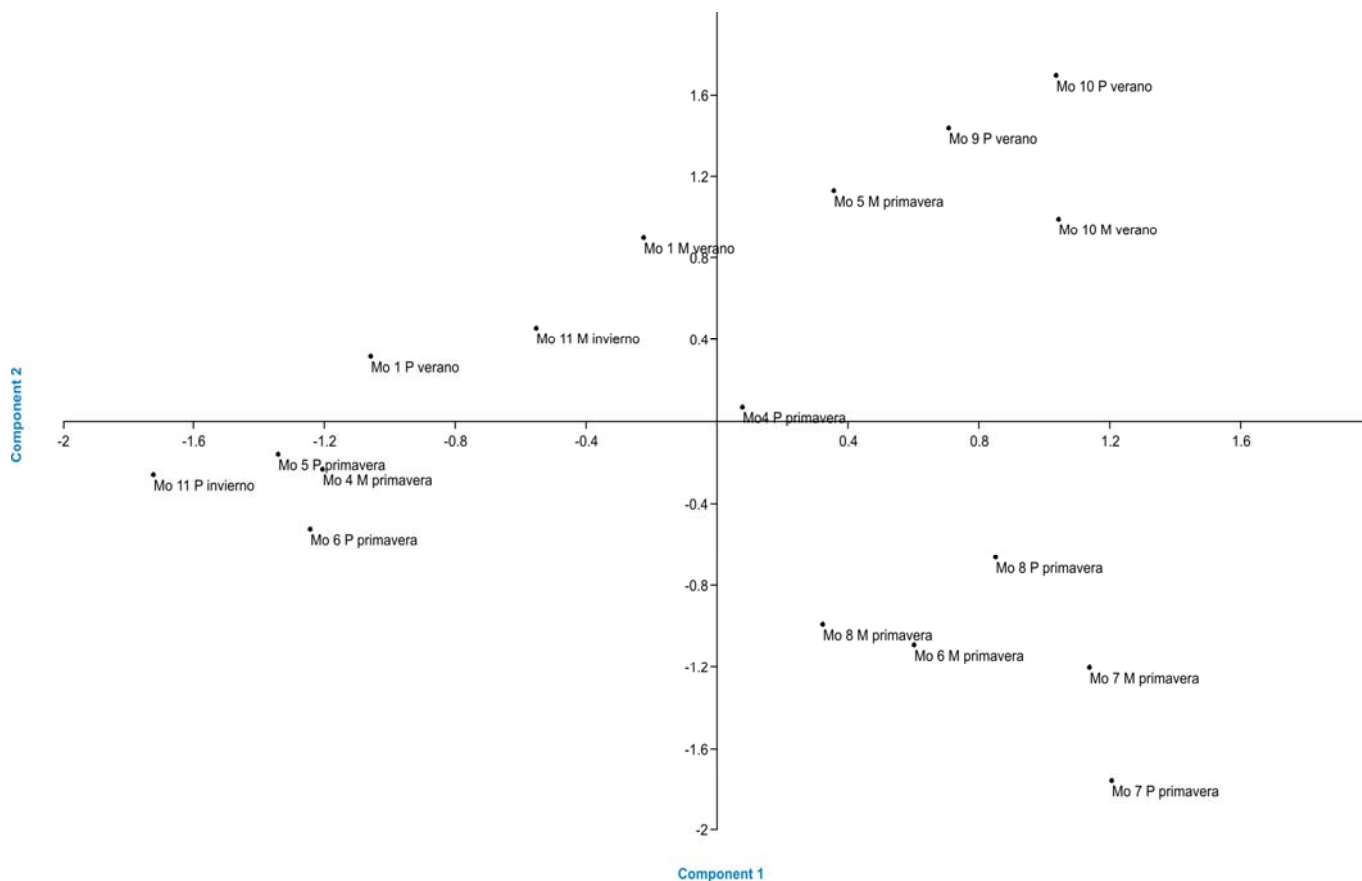
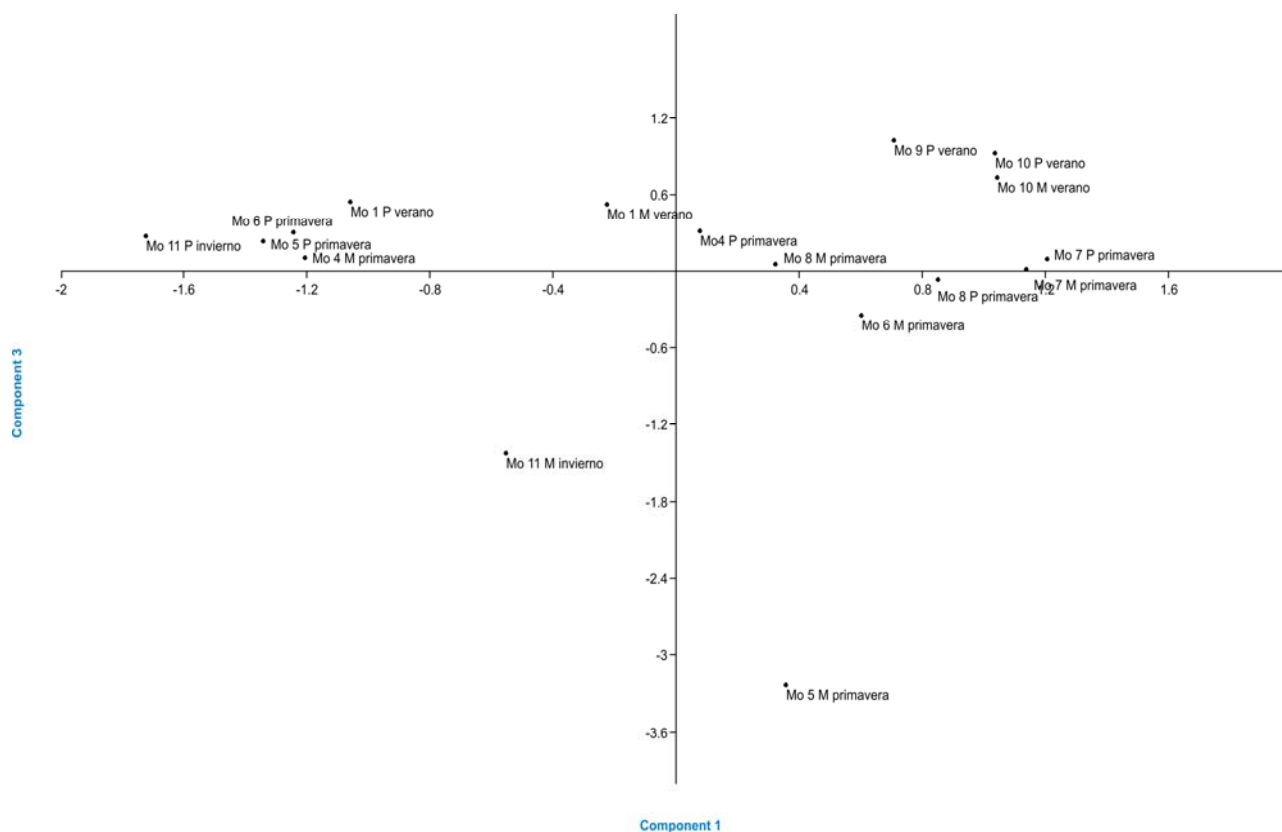


Fig. 15. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *M. orbigny* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 16. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *M. orbigny* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 3.



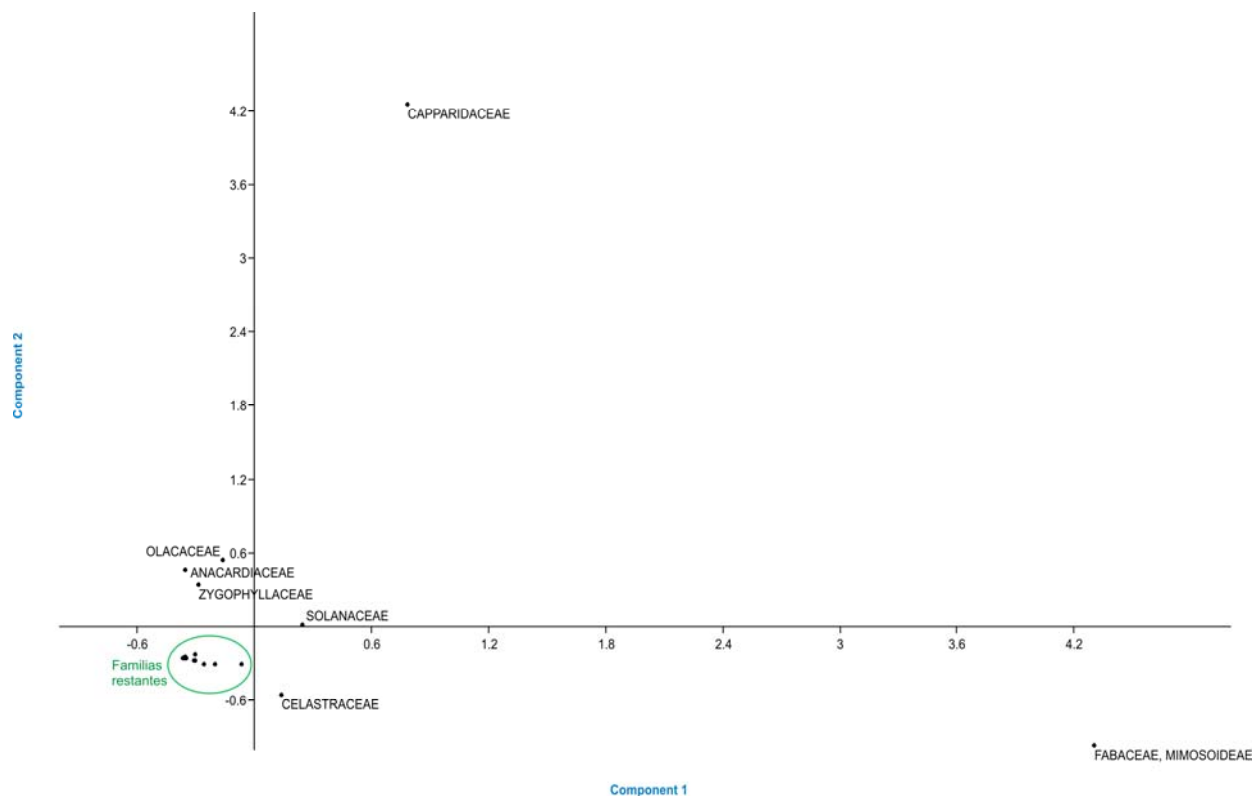
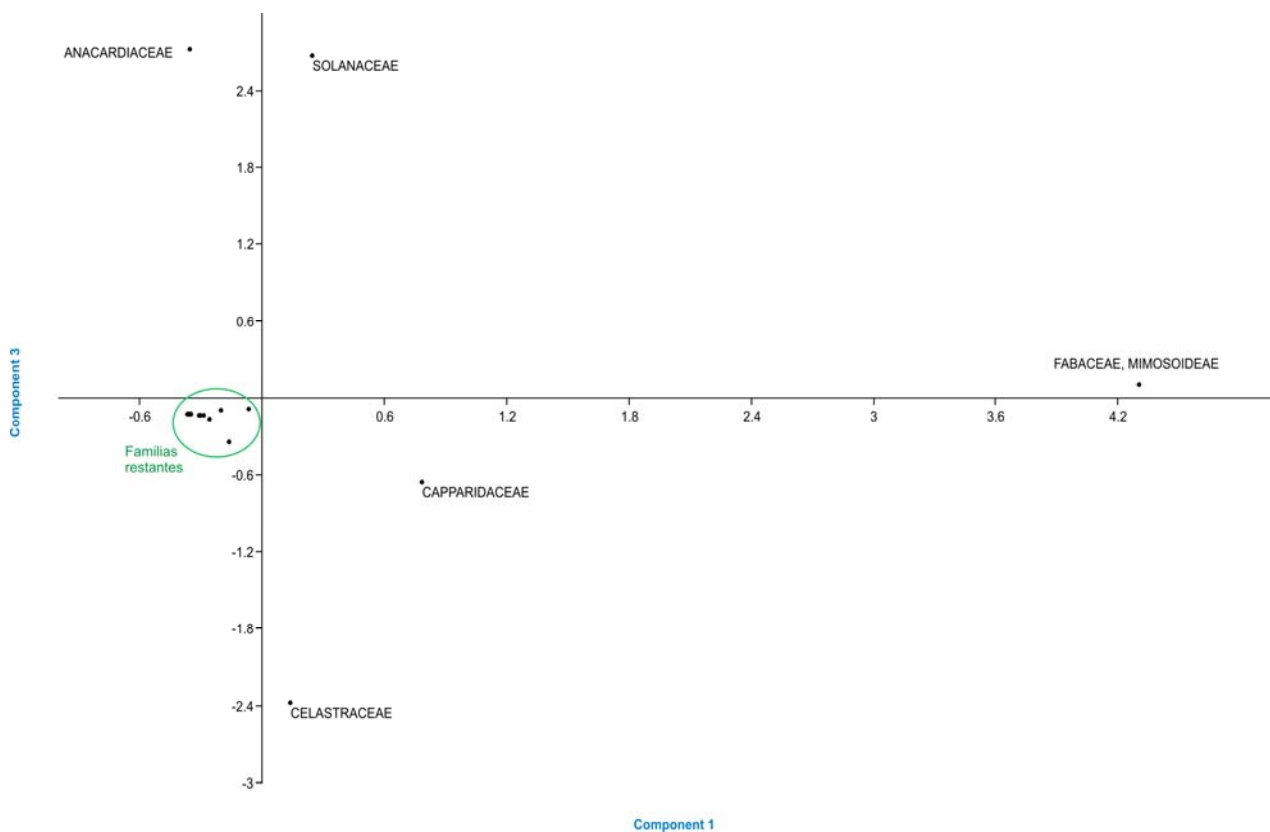


Fig. 17. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *M. orbigny* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 18. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *M. orbigny* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 3.



4.6. Recursos utilizados por *Geotrigona argentina* en el Palosantal

4.6.1. Plantas nectaríferas: origen botánico de las mieles

Un total de 15 tipos polínicos correspondientes a 13 familias fueron identificadas en las mieles de *Geotrigona argentina*, sólo un tipo polínico no fue identificado (Tabla 7). Sólo siete tipos polínicos que provienen de seis familias estuvieron altamente representados (> 10 %) (Fig. 19). Ellos fueron Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Prosopis* sp.), Capparidaceae (*Capparis tweediana*-*C. speciosa* y *Capparis retusa*), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*), Simaroubaceae (*Castela coccinea*) y Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*). Las familias representadas en < 10 % fueron Polygonaceae (*Ruprechtia triflora*), Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*), Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Anacardiaceae (*Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*), una familia no identificada, Malvaceae (Malvaceae 2) y Amaranthaceae (*Alternanthera* sp.).

Tabla 7. Representatividad (%) de los tipos polínicos presentes en las mieles de los nidos de *Geotrigona argentina*, ordenados alfabéticamente por familia. Los valores en negrita corresponden a los recursos intensivamente forrajeados (> 10%).

Familia	Tipo polínico	Ga 1	Ga 2	Ga 3	Ga 4	Ga 5	Ga 6
ACHATOCARPACEAE	<i>Achatocarpus praecox</i>					1,60	
AMARANTHACEAE	<i>Alternanthera</i> sp.	0,17					
ANACARDIACEAE	<i>Schinopsis</i> sp.- <i>Schinus fasciculatus</i>		0,19	0,28			
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. speciosa</i>		0,19	0,28	67,80	3,99	
	<i>Capparis retusa</i>						100,00
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vitis-idaea</i> - <i>Moya spinosa</i>		1,53	51,68	7,12	1,00	
CELTIDACEAE	<i>Celtis</i> sp.	0,17	0,19			0,40	
FABACEAE, MIMOSOIDEAE	<i>Prosopis</i> sp.	5,45	95,60	24,58	16,62	83,23	
MALVACEAE	Malvaceae 2		0,19				
NYCTAGINACEAE	<i>Pisonia zapallo</i>	6,77		10,05			
POLYGONACEAE	<i>Ruprechtia triflora</i>				4,06	0,40	
RHAMNACEAE	<i>Ziziphus mistol</i>	73,42	1,15	9,22	3,05	4,39	
SIMAROUBACEAE	<i>Castela coccinea</i>	13,85	0,19	3,35	1,35	4,39	
ZYGOPHYLLACEAE	<i>Bulnesia sarmientoi</i>		0,58	0,56		0,60	
¿?	No identificada 4	0,17	0,19				
13 familias	15 tipos polínicos	100	100	100	100	100	100
+ 1 tipo polínico no identificado							

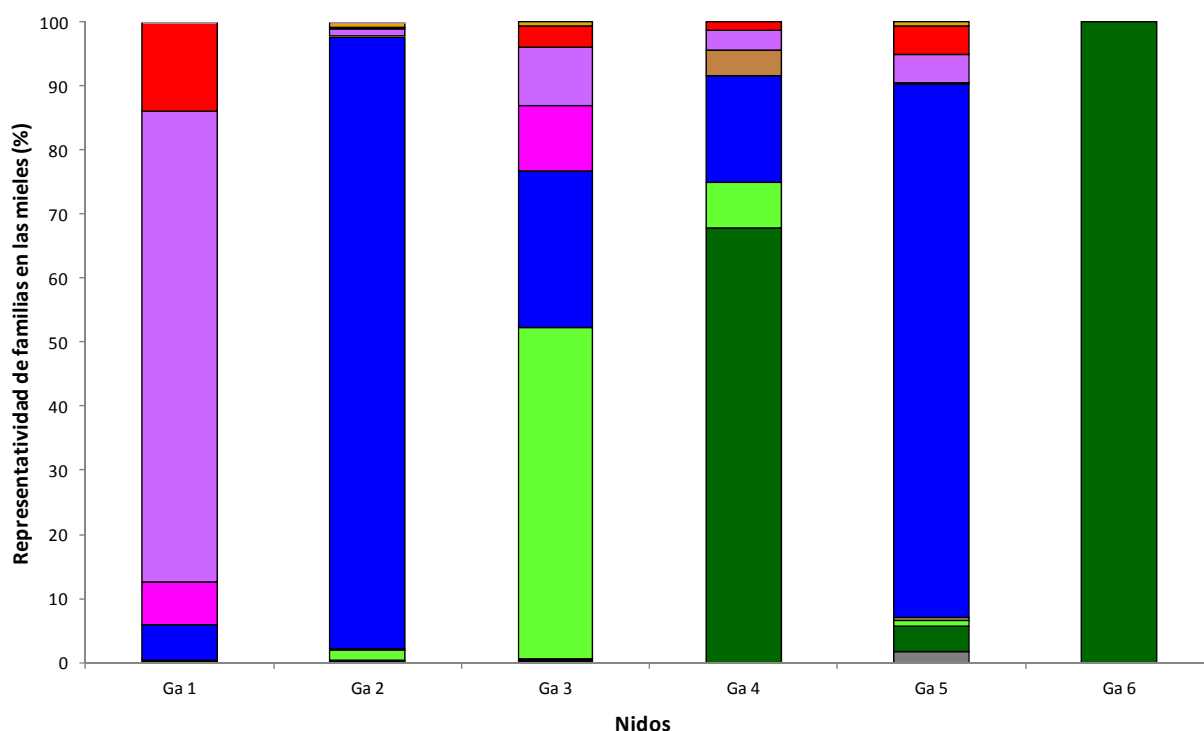


Fig. 19. Familias representadas en las mieles (%) de cada nido de *Geotrigona argentina*. Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.6.2. Plantas poliníferas: contenido de las masas polínicas

4.6.2.1. Intensidad del uso del polen forrajeado: conteo clásico

En las masas polínicas de *G. argentina* se identificaron 41 tipos polínicos pertenecientes a 27 familias, en tanto que dos tipos no fueron identificados (Tabla 8).

Un total siete tipos polínicos que representan a cinco familias fueron intensivamente forrajeados (> 10 %) (Fig. 20): Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) (*Prosopis* sp.), Capparidaceae (*Capparis tweediana*-*C. speciosa*, *Capparis retusa* y *Capparis speciosa*), Simaroubaceae (*Castela coccinea*), Achatocarpaceae (*Achatocarpus praecox*) y Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*). Las familias representadas en < 10 % fueron Euphorbiaceae (*Croton* sp.), Rhamnaceae (*Ziziphus mistol*), Polygonaceae

(*Ruprechtia triflora*), Loranaceae (*Tripodanthus acutifolius* y *Struthanthus uraguensis*), Alismaceae-Limnaceae (*Sagittaria montevidensis*-*Hydrocleys nymphoides*), Sapotaceae (*Sideroxylon obtusifolium*), Zygophyllaceae (*Bulnesia sarmientoi*), Cyperaceae (*Eleocharis* sp.), Asteraceae (*Parthenium hysterophorus*, Astereae-Inuleae, *Tessaria* sp.-*Pterocaulon* sp., *Holocheilus hieracioides*), Nyctaginaceae (*Pisonia zapallo*), Portulacaceae (*Portulaca* sp.), Verbenaceae (*Phyla reptans* y *Verbena* sp.), Plantaginaceae (*Scoparia* sp.), Malpighiaceae (*Mascagnia brevifolia*), Fabaceae (subfamilia Caesalpinioideae) (*Cercidium praecox*-*Parkinsonia aculeata*), Bignoniaceae (*Tabebuia nodosa*-*Tabebuia* sp.), Typhaceae (*Typha* sp.), Boraginaceae (Boraginaceae y *Heliotropium* sp.), Amaranthaceae (*Alternanthera* sp.), Cactaceae (subfamilia Cereoideae) (Cactaceae Cereoideae 2), Celtidaceae (*Celtis* sp.), Menyanthaceae (*Nymphoides indica*), Malvaceae (Malvaceae 1) y dos familias no identificadas.

Familia	Tipo polínico	Ga 1		Ga 2		Ga 3		Ga 4		Ga 5		Ga 6	
		Num %	Vol %	Num %	Vol %	Num %	Vol %	Num %	Vol %	Num %	Vol %	Num %	Vol %
ACHATOCARPACEAE	<i>Achatocarpus praecox</i>	0,10	0,07					0,25	0,15	31,75	19,76		
ALISMATACEAE-LIMNOCHARITACEAE	<i>Sagittaria montevidensis</i> - <i>Hydrocleys nymphoides</i>	0,67	0,64										
AMARANTHACEAE	<i>Alternanthera</i> sp.	0,06											
ASTERACEAE	<i>Parthenium hysterophorus</i>	0,14	0,01										
	Astereae-Inuleae	0,02	¿?										
	<i>Tessaria</i> sp.- <i>Pterocaulon</i> sp.	0,07	0,03										
	<i>Holcheilus hieracioides</i>	0,11											
BIGNONIACEAE	<i>Tabebuia nodosa</i> - <i>Tabebuia</i> sp.												
BORAGINACEAE	<i>Boraginaceae</i>	0,02	¿?							0,10	¿?		
	<i>Heliotropium</i> sp.	0,04	0,01										
CACTACEAE, CEREIOIDEAE	Cactaceae Cereoideae 2	0,05	¿?										
CAPPARIDACEAE	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. salicifolia</i>	0,03	0,04	0,25	0,27				1,96				
	<i>Capparis tweediana</i> - <i>C. speciosa</i>	0,12	0,08	0,03				46,13	52,94	17,06	19,75		
	<i>Capparis retusa</i>	1,57	0,80									99,40	98,26
	<i>Capparis salicifolia</i>			0,53	1,01			0,97					
	<i>Capparis speciosa</i>				0,02			21,19	11,88				
CELASTRACEAE	<i>Maytenus vitis-idaea</i> - <i>Moya spinosa</i>			13,66	1,95			0,09	0,01	0,06	0,01		
CELTIDACEAE	<i>Celtis</i> sp.	0,01											
CYPERACEAE	<i>Eleocharis</i> sp.	0,40	0,03										
EUPHORBIACEAE	<i>Croton</i> sp.	1,84	9,70										
FABACEAE, CAESALPINIOIDEAE	<i>Cercidium praecox</i> - <i>Parkinsonia aculeata</i>	0,01								0,06	0,03		
FABACEAE, MIMOSOIDEAE	<i>Acacia aroma</i> - <i>A. curvifructa</i>	0,08	0,08					0,01	0,01				
	<i>Prosopis</i> sp.	48,65	68,88	85,01	96,48	100,00	100,00	24,48	29,16	50,07	60,16	0,50	1,37
LORANTHACEAE	<i>Struthanthus uraguensis</i>	0,70	0,95									0,14	0,37
	<i>Tripodanthus acutifolius</i>	0,01	¿?										
MALPIGHIACEAE	<i>Mascagnia brevifolia</i>							0,04	0,06				

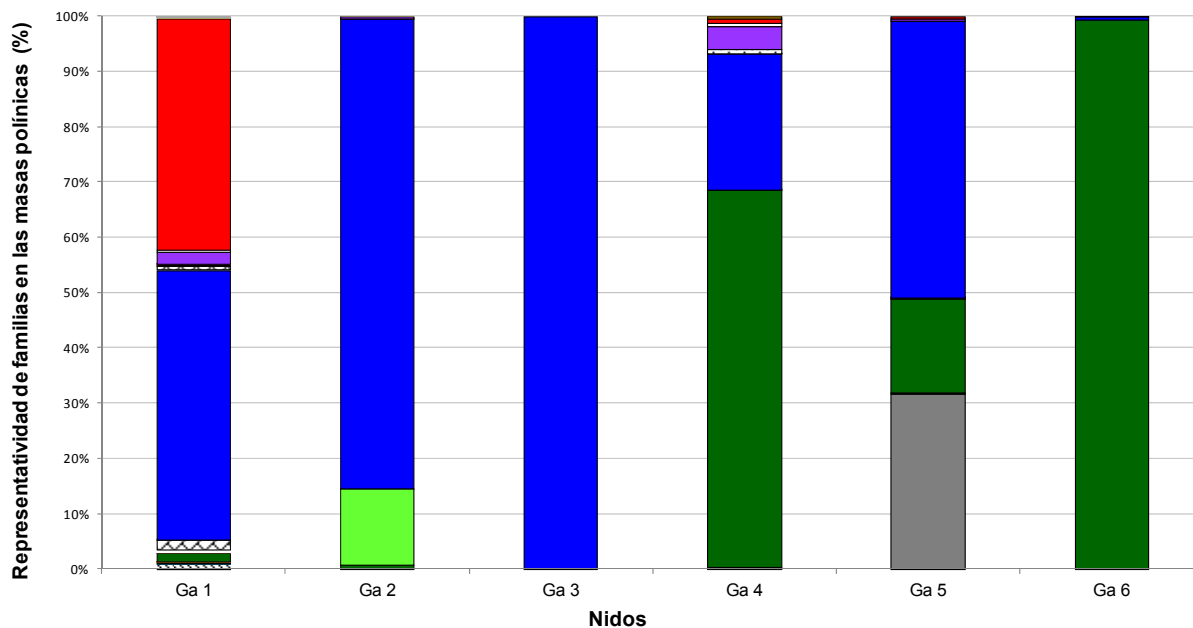


Fig. 20. Familias representadas en las masas polínicas (%) de cada nido de *Geotrigona argentina* (conteo clásico). Referencias de colores y tramas: véase Fig. 4.

4.6.2.2. Aporte en biomasa del polen forrajeado: conteo ajustado por volumen

De acuerdo al volumen de los granos de polen recolectados, las familias con mayor aporte en biomasa a la dieta de *Geotrigona argentina* (> 10 %) fueron Fabaceae (subfamilia Mimosoideae), Capparidaceae, Achatocarpaceae y Simaroubaceae. En todos los nidos, los valores de Chi cuadrado mostraron que no hubo diferencias significativas entre ambos tipos de conteo (clásico y afectado por volumen) (Apéndice II). Al considerar el volumen de los granos de polen, *Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa* (Celastraceae) tuvo escaso significado en la dieta.

4.6.3. Análisis de la variabilidad entre los nidos de *Geotrigona argentina*

En el dendrograma (Fig. 21) se reconoce al grupo A con una única muestra (Ga 1 M ver.) aislado del resto de las muestras, y al grupo B formado por 2 subgrupos a muy bajos niveles de similitud (0,15). El subgrupo A está

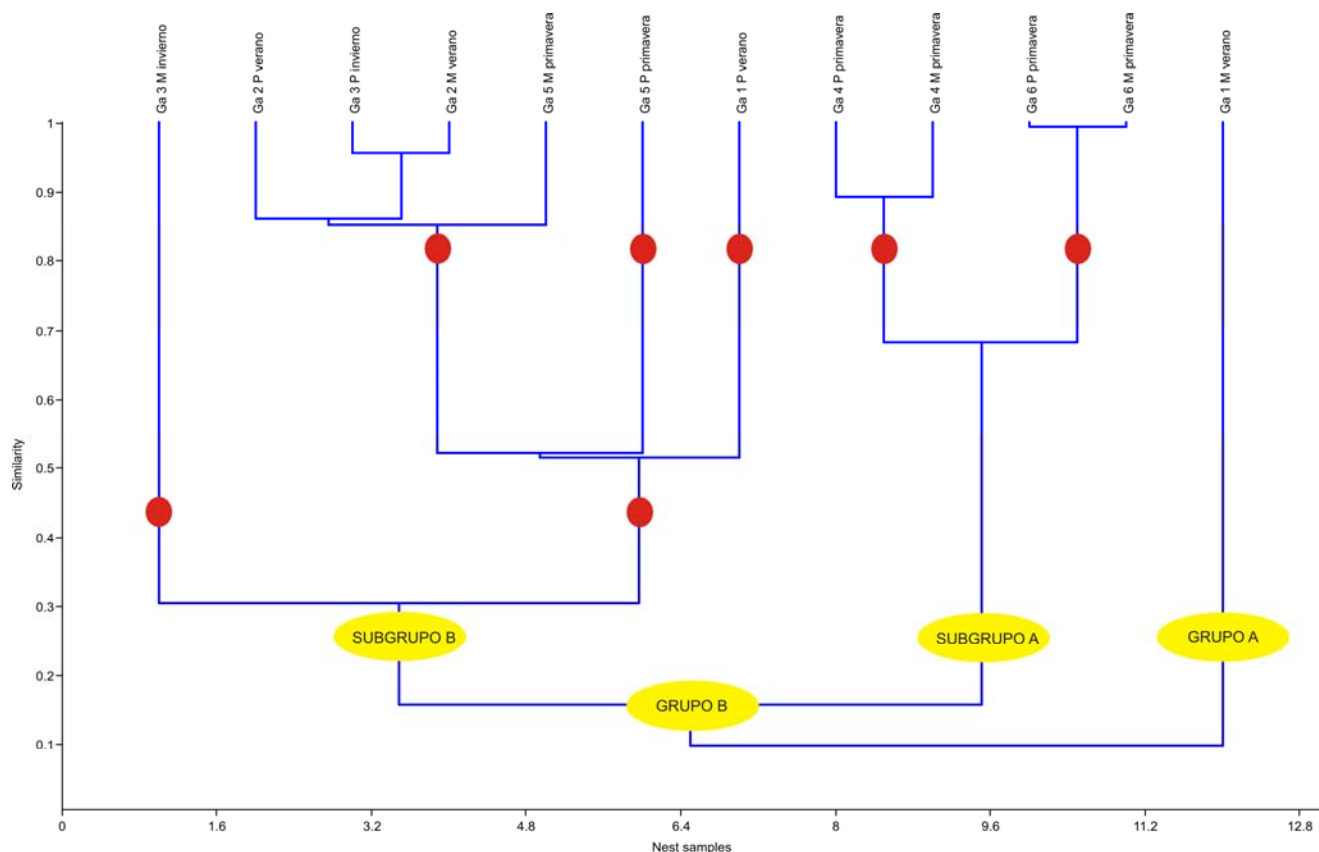
compuesto por 4 muestras bastante similares entre sí (casi 0,7 de similitud) que forman 2 conjuntos con 2 muestras cada uno: 6 P prim. y 6 M prim. separadas de 4 M prim. y 4 P prim. El subgrupo B, con las restantes 7 muestras, se compone de dos conjuntos, uno formado por 3 subconjuntos estrechamente asociados a un nivel de similitud algo superior a 0,5 (la muestra 1 P ver. en el subconjunto A, la 5 P prim. en el subconjunto B y 4 muestras en el subconjunto C) y el otro conjunto compuesto sólo por la muestra 3 M inv.

Al observar los valores de porcentaje de la matriz básica de datos se pudieron brindar las explicaciones que causaron tales agrupamientos:

La composición polínica del grupo A estuvo dominada por Rhamnaceae (73,42 %) y secundariamente por Simaroubaceae (13,85 %). Ambos subgrupos del grupo B presentaron importantes valores de la familia Capparidaceae (entre un 67,8 y un 100 %) (subgrupo A) o de Fabaceae (Mimosoideae) (subgrupo B). El conjunto A del subgrupo B poseyó > 48 % de Fabaceae (Mimosoideae), con codominancia de esta familia junto a Simaroubaceae (subconjunto A), codominancia con Achatocarpaceae (subconjunto B), y con dominancia de > 83 % de Fabaceae (Mimosoideae) (subconjunto C). El conjunto B del subgrupo B poseyó dominancia de Celastraceae (51,68 %), seguido de Fabaceae (Mimosoideae) y Nyctaginaceae.

Sólo 4 de las 12 muestras del dendrograma de *G. argentina* se agruparon de acuerdo a la similitud intranidal de la composición polínica del polen y la miel (nidos 4 y 6). El resto de los agrupamientos no guardó relación con el tipo de reserva ni con la estacionalidad, lo que apoya el comportamiento oportunista de estas abejas respecto a la recolección de recursos florales.

Fig. 21. Dendrograma de las muestras de miel (M) y polen (P) de los nidos de *G. argentina*, en las tres estaciones analizadas. Se observan los grupos, subgrupos y conjuntos formados a diferentes niveles de similitud (máxima similitud = 1).



El Análisis de Componentes Principales coincidió sólo parcialmente en la conformación de los mismos grupos de muestras observados mediante el Análisis de Agrupamiento (Figs 22 y 23), ya que segregó a Ga 1 P ver. (codominado por Fabaceae (Mimosoideae) y Simaroubaceae) del resto de las muestras en el Componente principal 1 (Fig. 22), y a Ga 5 P prim. (codominado por Fabaceae (Mimosoideae) y Achatocarpaceae, y secundariamente con Capparidaceae) de acuerdo a los Componentes principales 2 y 3 (Fig. 23). El resto de las muestras conformaron los mismos grupos que en el Análisis de Agrupamiento (Fig. 21). Los primeros 6 componentes principales explicaron > 89 % de la variabilidad existente entre las muestras (Apéndice VII), debido a que pocas muestras fueron muy heterogéneas.

En las Figuras 24 y 25 y el Apéndice VIII se observan muy claramente que la familia Fabaceae (Mimosoideae) fue la que más aportó al primer componente principal, la familia Capparidaceae al segundo componente, y las familias Rhamnaceae, Celastraceae y Simaroubaceae al tercero. Los 4 primeros componentes explicaron > 95 % de la variabilidad existente, indicando

que la variabilidad hallada entre las muestras se debió a unas pocas familias (Apéndice VII).

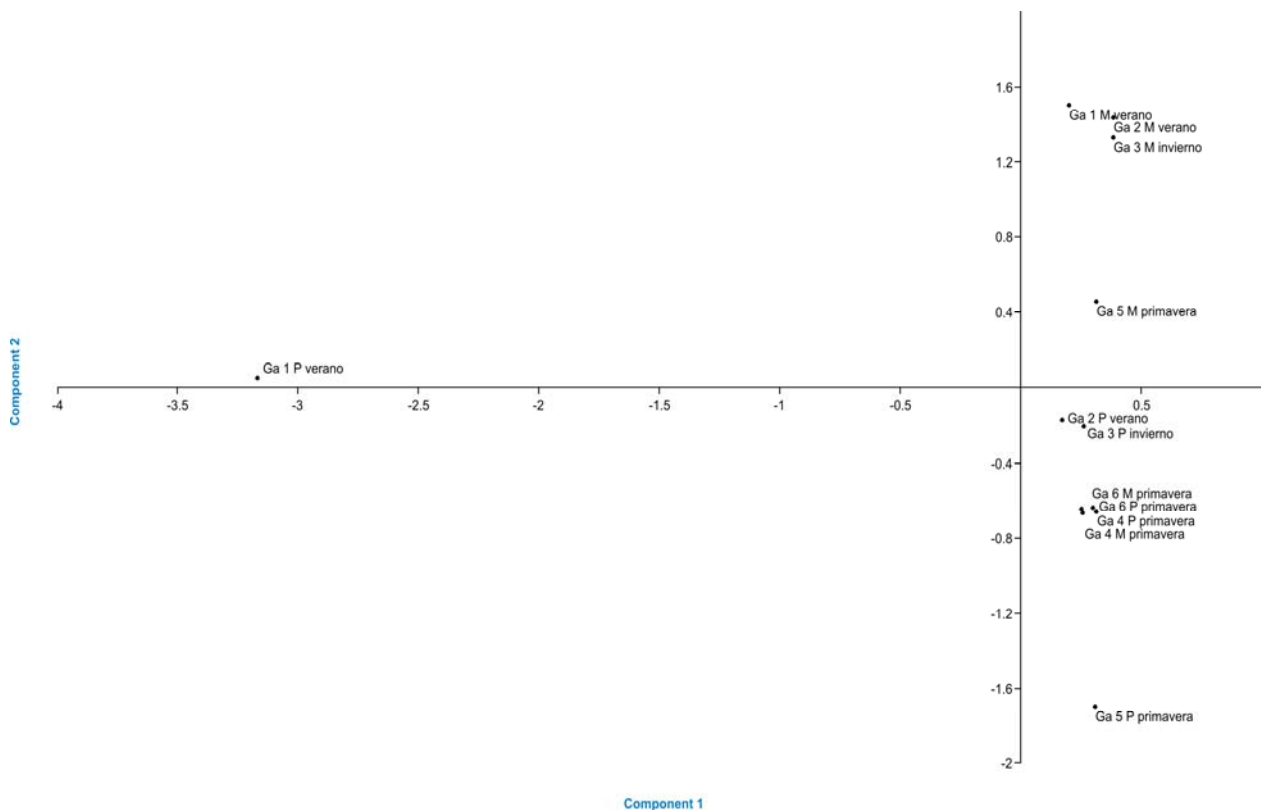
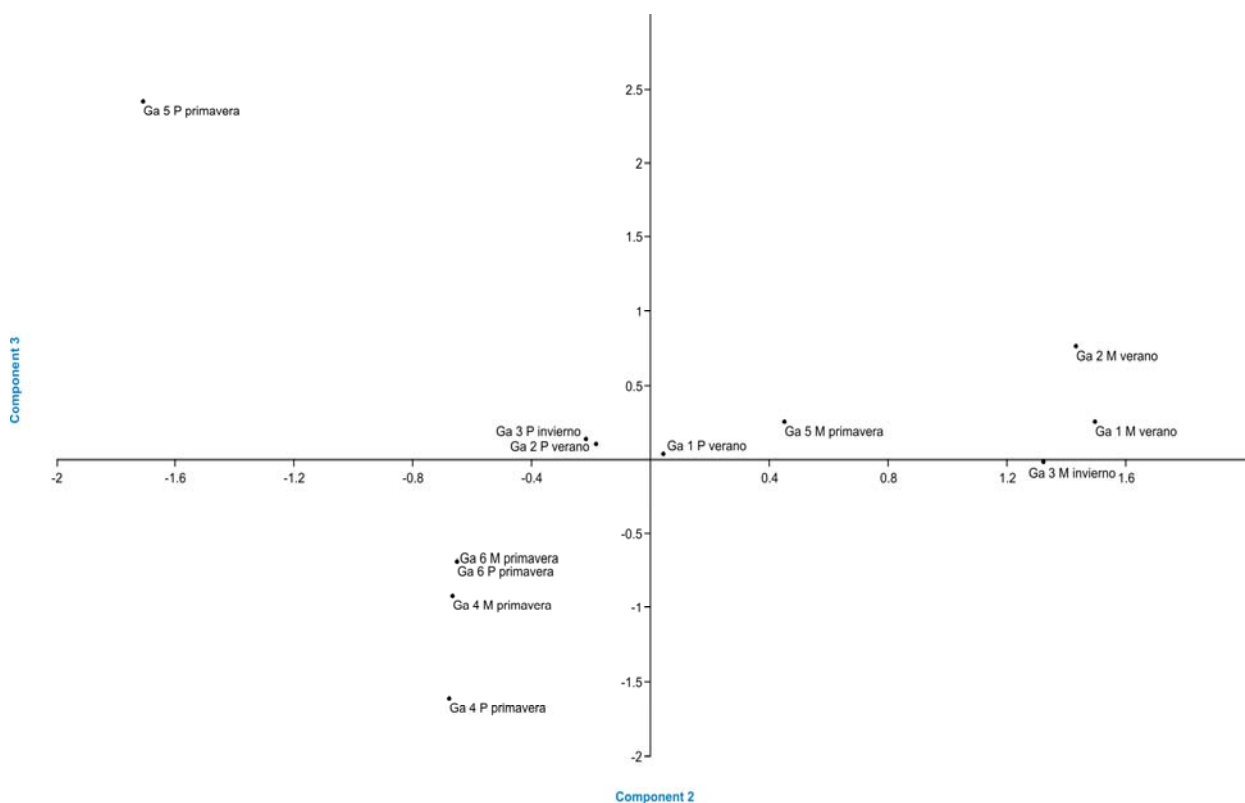


Fig. 22. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *G. argentina* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 23. Gráfico bidimensional con la distribución de las muestras de miel y polen de *G. argentina* de acuerdo a los Componentes Principales 2 y 3.



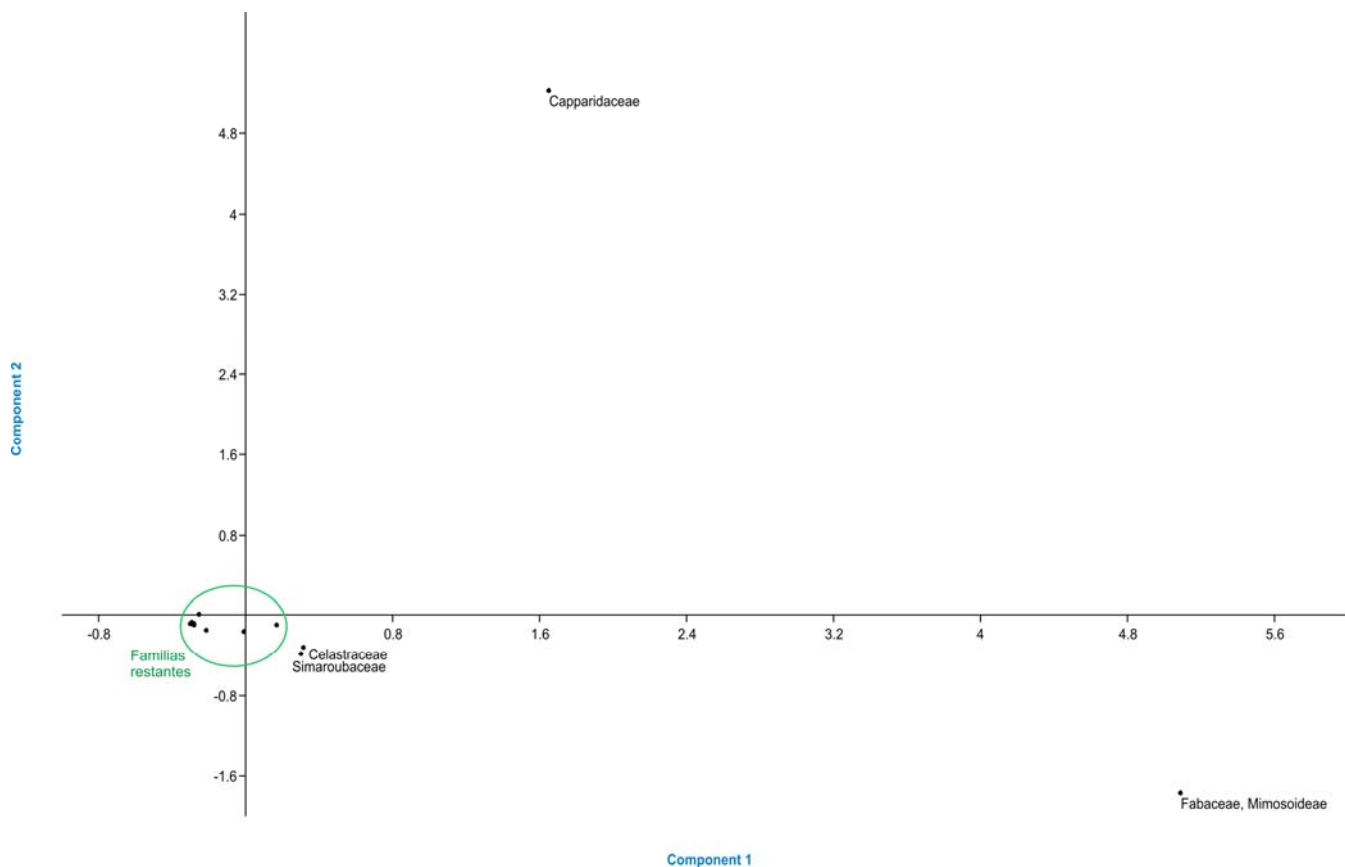
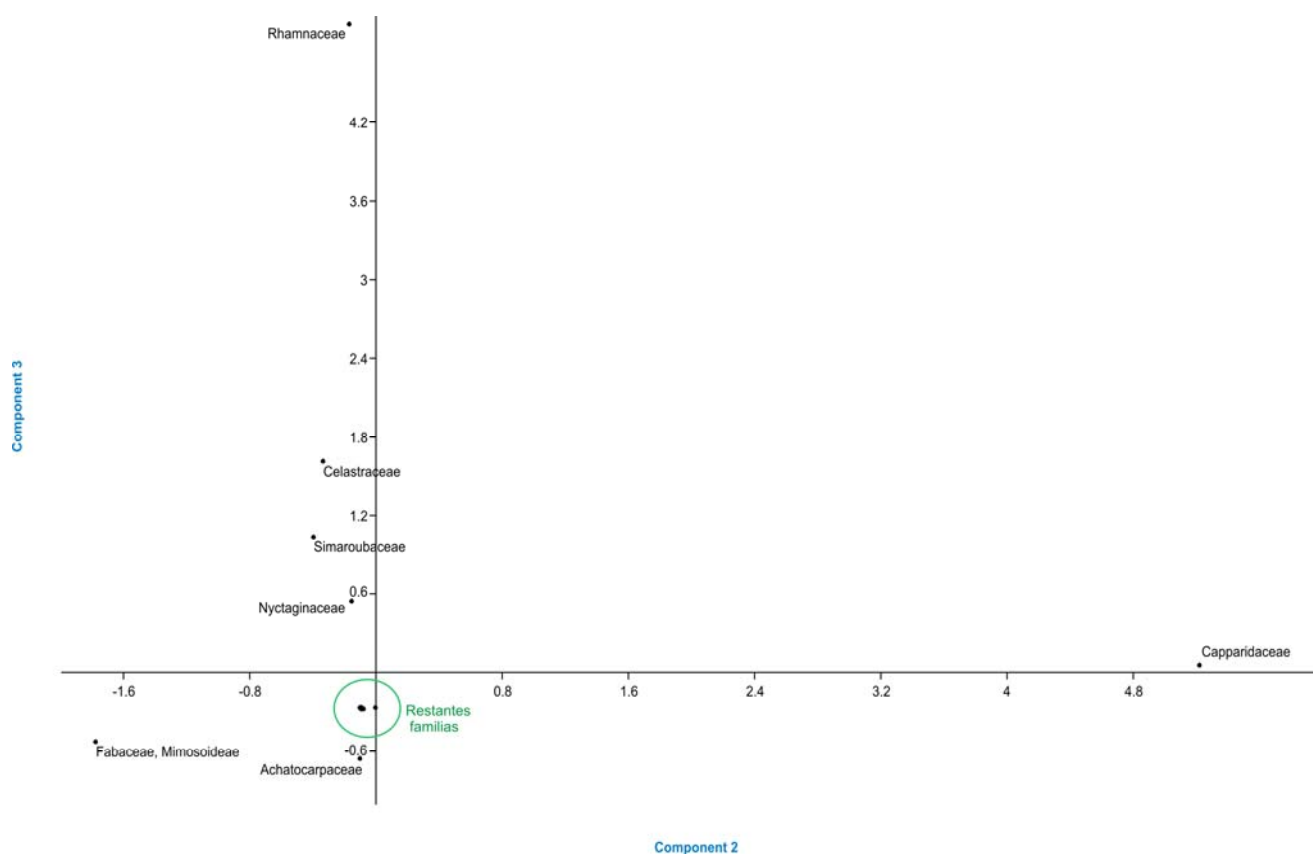


Fig. 24. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *G. argentina* de acuerdo a los Componentes Principales 1 y 2.

Fig. 25. Gráfico bidimensional con la distribución de las familias botánicas presentes en las muestras de las reservas alimentarias de *G. argentina* de acuerdo a los Componentes Principales 2 y 3.



4.7. El volumen citoplasmático del polen forrajeado por las abejas Meliponini

Mediante el cálculo del volumen citoplasmático de los granos de polen forrajeados por las tres especies estudiadas, se observó que sus valores variaron desde $46 \mu\text{m}^3$ en *Scoparia* sp. (Plantaginaceae) hasta $248.816 \mu\text{m}^3$ en *Portulaca* sp. (Portulacaceae); sin embargo, los de aquellos intensivamente forrajeados variaron entre $565 \mu\text{m}^3$ en *Ximenia americana* (Olacaceae) y $14.640 \mu\text{m}^3$ en *Capparis salicifolia* (Capparidaceae) (Fig. 26). El polen con mayor volumen citoplasmático ($> 10.000 \mu\text{m}^3$) provino de *Portulaca* sp. (Portulacaceae), *Albizia inundata* (políade completa) (Fabaceae, Mimosoideae), *Croton* sp. (Euphorbiaceae), *Ruprechtia triflora* (Polygonaceae), *Justicia* sp. (Acanthaceae), *Sapium haemospermum* (Euphorbiaceae), *Caesalpinia paraguariensis* (Fabaceae, Caesalpinioideae), *Capparis salicifolia* (Capparidaceae), *Mascagnia brevifolia* (Malpighiaceae) y *Fridericia dichotoma* (Bignoniaceae) (Fig. 26). Por otra parte, las plantas con el menor volumen ($< 2.000 \mu\text{m}^3$) fueron *Scoparia* sp. (Plantaginaceae), *Alternanthera* sp. (Amaranthaceae), *Holocheilus hieracioides* (Asteraceae), *Verbena* sp. (Verbenaceae), *Eleocharis* sp. (Cyperaceae), *Ximenia americana* (Olacaceae), *Parthenium hysterophorus* (Asteraceae), *Mimosa detinens* (Fabaceae, Mimosoideae), *Pterogyne nitens* (Fabaceae, Caesalpinioideae), *Bulnesia sarmientoi* (Zygophyllaceae), *Solanum* sp. (ca. $40 \mu\text{m}$) (Solanaceae), *Maytenus vitis-idaea* (Celastraceae), *Moya spinosa* (Celastraceae), *Capparis atamisquea* (Capparidaceae), *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae), Heliantheae (Asteraceae), *Phyla reptans* (Verbenaceae) y *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae) (Fig. 26).

Los tipos polínicos intensivamente forrajeados ($> 10 \%$) variaron en volumen, 13 de ellos correspondieron a volúmenes pequeños (entre 524 y $8.181 \mu\text{m}^3$), mientras que sólo cuatro a volúmenes medianos (entre 8.182 y $65.448 \mu\text{m}^3$) (Fig. 26). Esta categorización se basa en la clasificación de tamaños de polen de Erdtman (1952) modificada por Hesse *et al.* (2009).

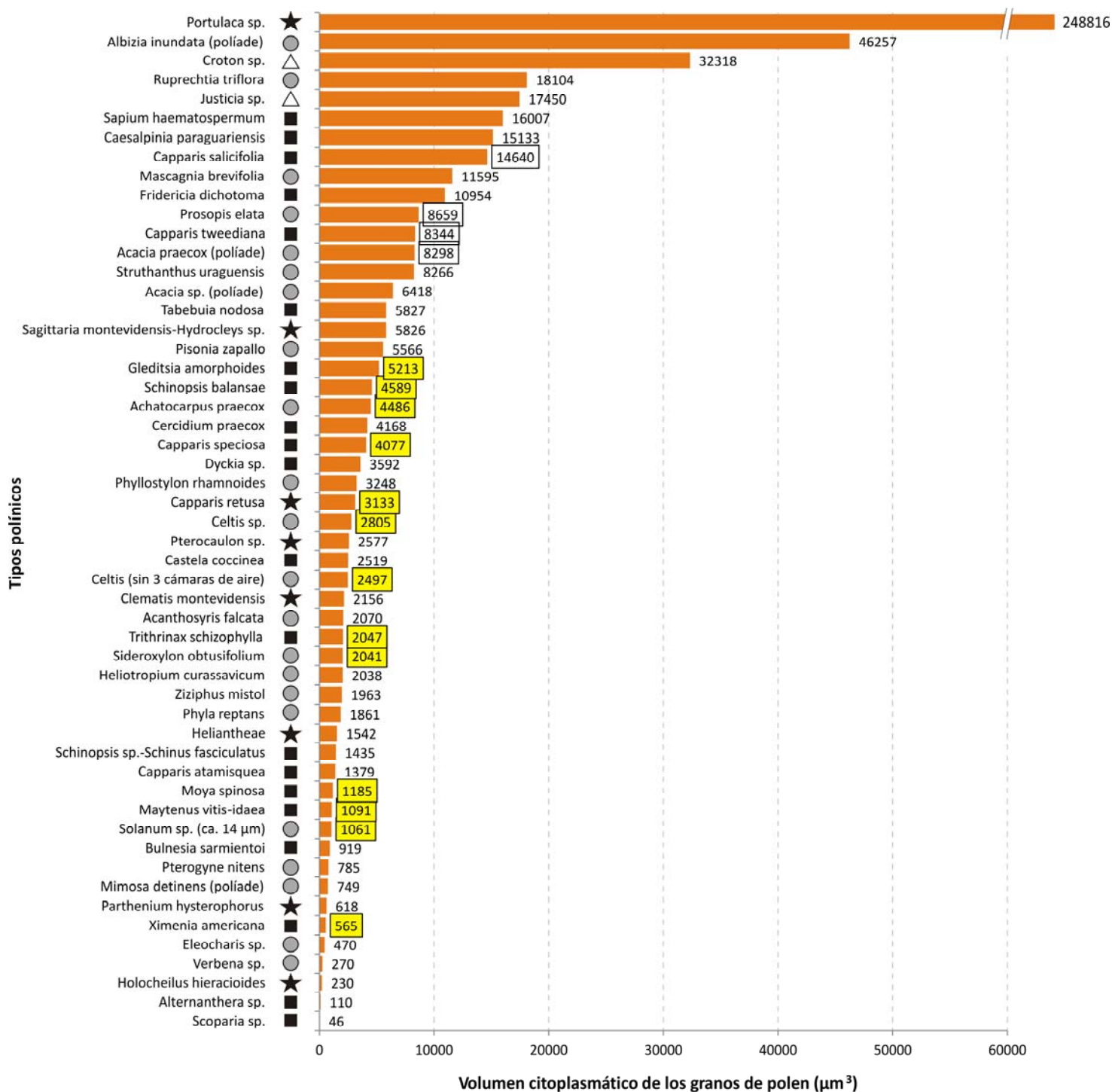


Fig. 26. Volumen citoplasmático (μm^3), tipos de escultura y representatividad en la dieta de 52 tipos polínicos de plantas melitófilas del bosque del Chaco Seco hallados en las masas polínicas, ordenados en forma decreciente. La amplitud de volúmenes encontrados varió desde $46 \mu\text{m}^3$ en *Scoparia* sp. (Plantaginaceae) hasta $248.816 \mu\text{m}^3$ en *Portulaca* sp. (Portulacaceae). Referencias: ★ = granos de polen equinados o microequinados; ■ = granos reticulados-microreticulados o estriados; ○ = granos psilados, escábridos, punteados o granulados; △ = granos con otras esculturas. En recuadro se señala el volumen de los tipos polínicos representados en más del 10 % en la dieta; recuadros en amarillo corresponden a volúmenes pequeños ($524 - 8.181 \mu\text{m}^3$).

4.8. Contenido proteico del polen forrajeado

El polen de las masas polínicas seleccionadas contuvo entre 1,56 y 4,86 % de nitrógeno, que equivalen a 9,78 y 30,41 % de proteína cruda (Tabla 9). Los valores más altos de proteína (> 20 %) fueron hallados en las masas polínicas cuyos conjuntos polínicos dominantes fueron *Prosopis* sp. (muestras 11 y 12, de *G. argentina*), *Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa* (muestras 13 y 14, de *G. argentina*), *Acacia praecox*-*A. furcatispina*-*A. bonariensis* + *Prosopis* sp. (muestra 7, de *M. orbigny*), *Capparis* spp. + *Mascagnia brevifolia* + tipo Heliantheae (muestra 5, de *T. fiebrigi*), *Ziziphus mistol* + *Prosopis* sp. (muestra 6, de *T. fiebrigi*), *Prosopis* sp. (muestra 10, de *G. argentina*) y *Castela coccinea* (muestra 9, de *G. argentina*) (Tabla 9), mientras que los más bajos (< 10 %) fueron de *Capparis tweediana-speciosa* (muestra 8, de *G. argentina*).

Cabe destacar que las diferencias encontradas en los valores de proteínas de *Prosopis* podrían deberse a que el polen provino de diferentes especies (indiferenciables morfológicamente), además de los otros tipos polínicos que formaban parte de la muestra.

Especie de abeja	Muestra	Tipos polínicos dominantes	Nitrógeno (%)	Proteína cruda (%)
<i>Tf</i>	1	<i>Schinopsis-Schinus</i> (59 %) + <i>Trithrinax</i> (40,5 %)	3,055	19,09
	2	<i>Trithrinax</i> (41 %) + <i>Parthenium</i> (30 %) + <i>Schinopsis-Schinus</i> (28 %)	2,854	17,84
	3	<i>Trithrinax</i> (98 %)	2,898	18,11
	4	<i>Sideroxylon</i> (24 %) + <i>Prosopis</i> (18 %) + <i>Maytenus-Moya</i> (16 %) + <i>Tabebuia</i> (13 %)	3,126	19,54
	5	<i>Capparis</i> (42 %) + <i>Mascagnia</i> (34 %) + tipo <i>Heliantheae</i> (10 %)	3,648	22,80
	6	<i>Ziziphus</i> (60 %) + <i>Prosopis</i> (30 %)	3,542	22,14
<i>Mo</i>	7	<i>Acacia</i> (53 %) + <i>Prosopis</i> (38 %)	3,881	24,26
<i>Ga</i>	8	<i>Capparis</i> (100 %)	1,56	9,78
	9	<i>Castela</i> (100 %)	3,26	20,36
	10	<i>Prosopis</i> (100 %)	3,34	20,87
	11	<i>Prosopis</i> (91 %)	4,86	30,41
	12	<i>Prosopis</i> (89,5 %)	4,32	27,03
	13	<i>Maytenus-Moya</i> (100 %)	4,23	26,87
	14	<i>Maytenus-Moya</i> (96 %)	4,24	26,51
	15	<i>Croton</i> (30 %) + <i>Sagittaria-Hydrocleys</i> (18 %) + <i>Eleocharis</i> (12 %) + <i>Castela</i> (11 %)	2,65	16,59

Tabla 9. Valores de porcentaje de nitrógeno total y proteína cruda de muestras de masas de polen dominadas por diferentes tipos polínicos.

4.9. Diversidad (H') y equitabilidad (J') de los recursos florales forrajeados por abejas *Meliponini*

Tanto para los tipos polínicos presentes en las mieles como en las masas polínicas almacenadas por las tres especies de abejas, se comparó la diversidad (H') y la equitabilidad (J'). Estos valores fueron calculados para cada uno de los nidos analizados (Figs 27, 28 y 29). En el caso de las masas polínicas, se consideró ambos tipos de porcentajes (clásico y afectado por volumen).

En *Tetragonisca fiebrigi*, el índice de diversidad (H') de los tipos polínicos presentes en las mieles varió entre 0,39 (invierno) y 2,21 (primavera), mientras que la equitabilidad (J') varió entre 0,34 (invierno) y 0,81 (primavera). En las masas polínicas, los valores de H' variaron entre 0 (invierno) y 2,24 (verano) y los de J' entre 0 (invierno) y 0,75 (verano) según el conteo clásico, mientras que los de H' entre 0 (invierno) y 1,99 (verano) y los de J' entre 0 (invierno) y 0,69 (primavera) según el conteo ajustado por volumen (Fig. 27).

En *Melipona orbignyi*, el índice de diversidad (H') de los tipos polínicos presentes en las mieles varió entre 0,24 (primavera) y 1,55 (primavera), mientras que la equitabilidad (J') varió entre 0,15 (primavera) y 0,75 (invierno y verano). En las masas polínicas, los valores de H' variaron entre 0,46 (verano) y 2,24 (primavera) y los de J' entre 0,29 (verano) y 0,71 (primavera) según el conteo clásico, mientras que los valores de H' entre 0,36 (verano) y 1,80 (primavera) y los de J' entre 0,22 (verano) y 0,61 (primavera) según el conteo ajustado por volumen (Fig. 28).

En *Geotrigona argentina*, el índice de diversidad (H') de los tipos polínicos presentes en las mieles varió entre 0,24 (verano) y 1,32 (invierno), mientras que la equitabilidad (J') varió entre 0,10 (verano) y 0,64 (invierno). En las masas polínicas, los valores de H' variaron entre 0 (invierno) y 1,38 (primavera) y los de J' entre 0 (invierno) y 0,54 (primavera) según el conteo clásico, mientras que los valores de H' variaron entre 0 (invierno) y 1,22 (primavera) y los de J' entre 0 (invierno) y 0,50 (primavera) según el conteo ajustado por volumen (Fig. 29).

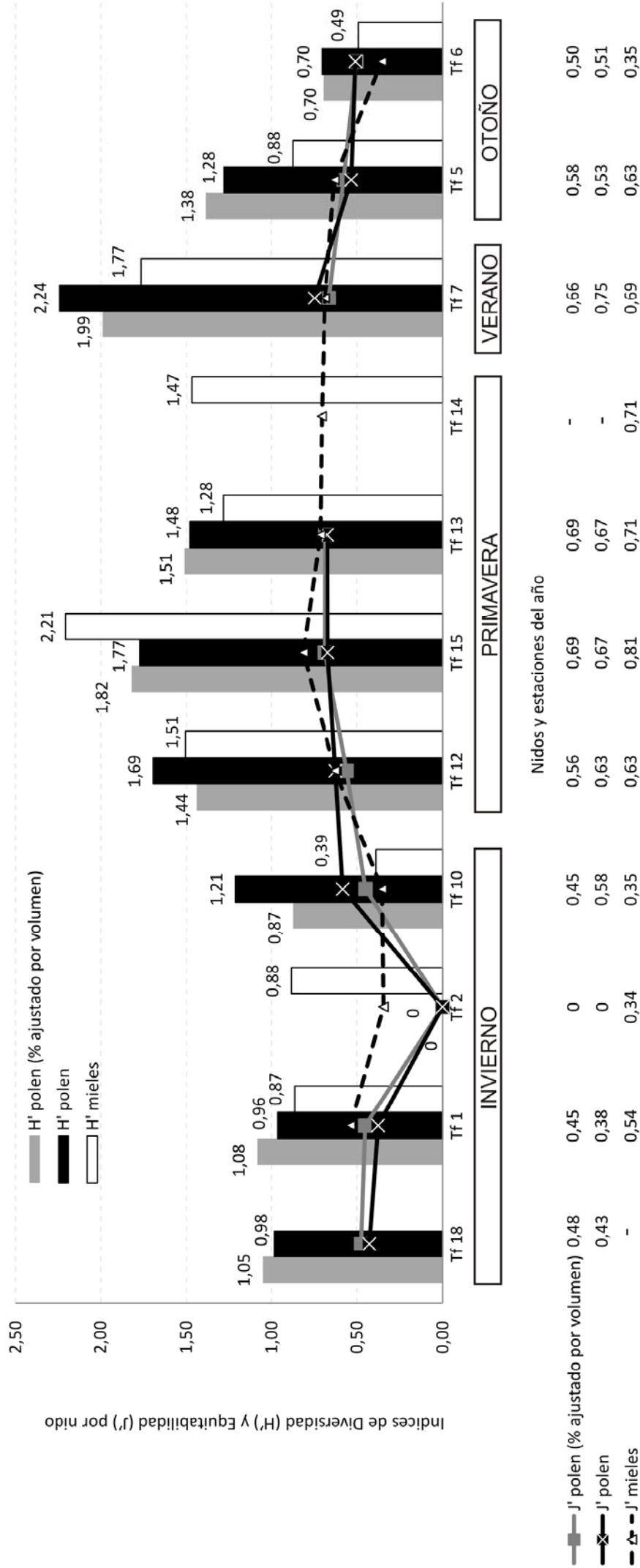


Fig. 27. Indices de diversidad (H') y equitabilidad (J') de los recursos de néctar y de polen utilizados por *Tetragonisca fiebrigi* calculados para cada nido a lo largo de las 4 estaciones.

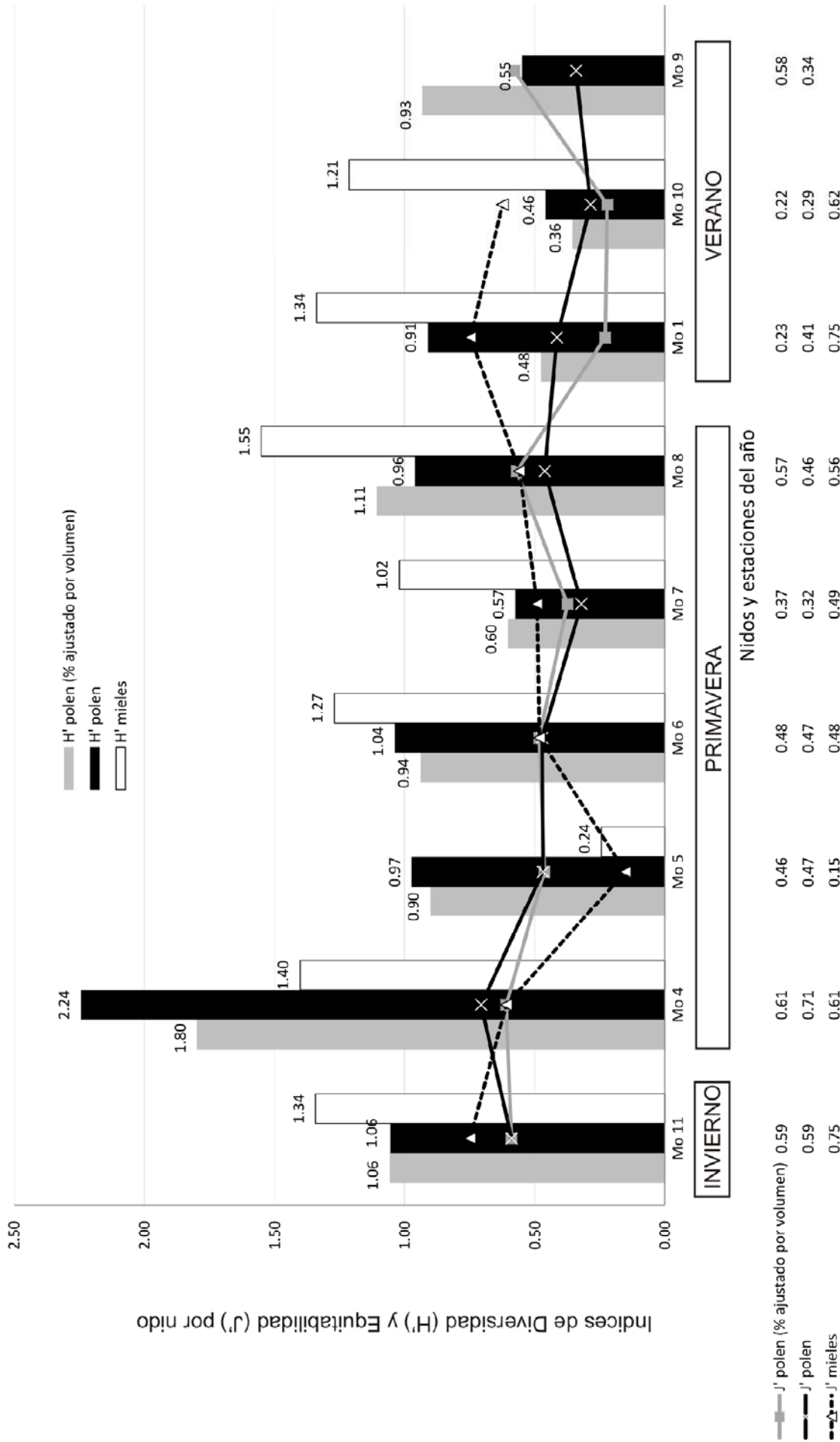


Fig. 28. Índices de diversidad (H') y equitabilidad (J') de los recursos de néctar y de polen utilizados por *Melipona orbignyi* calculados para cada nido a lo largo de 3 estaciones (invierno, primavera y verano).

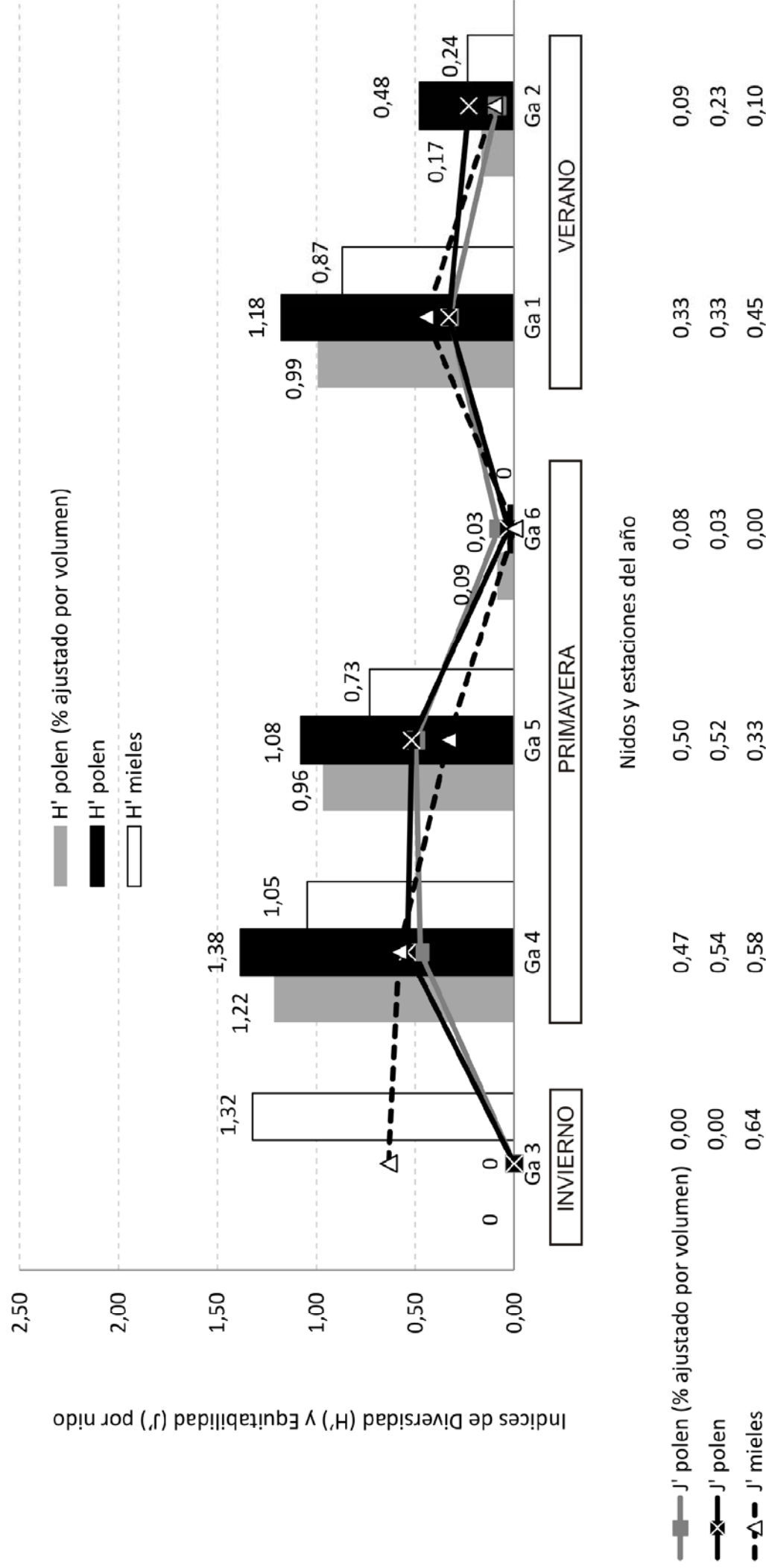


Fig. 29. Indices de diversidad (H') y equitabilidad (J') de los recursos de néctar y de polen utilizados por *Geotrigona argentina* calculados para cada nido a lo largo de 3 estaciones (invierno, primavera y verano).

4.10. Superposición del nicho alimentario entre las abejas *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina*

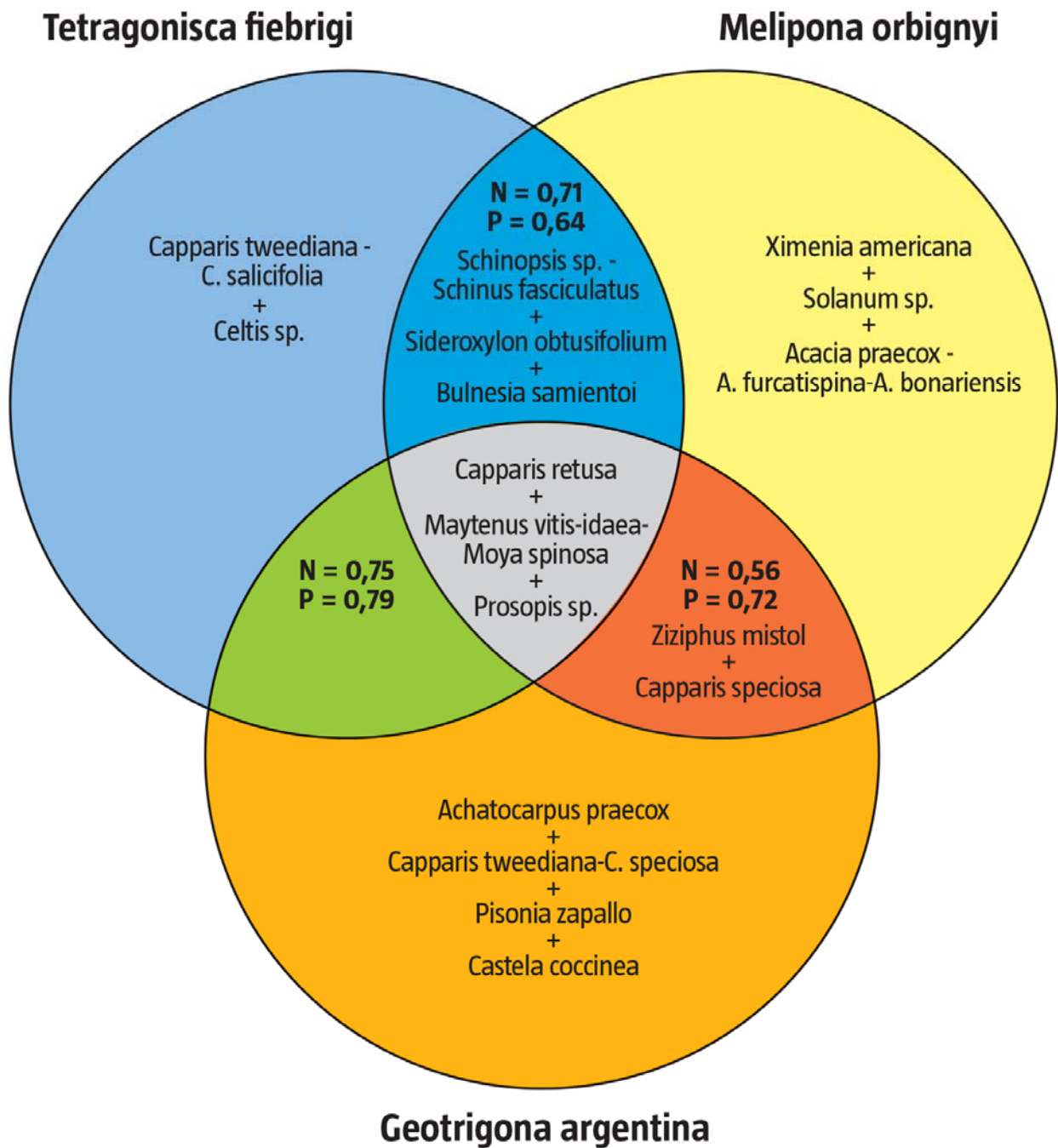
Al comparar las tres especies de abejas en el Palosantal, se observaron elevados valores de superposición del nicho alimentario, tanto para las fuentes de miel como para las de polen (Figura 30).

Respecto a los recursos nectaríferos, los valores más elevados de superposición de nicho se hallaron entre las especies *M. orbignyi* y *G. argentina* (0,75), seguido de *T. fiebrigi* y *M. orbignyi* (0,71) y de *T. fiebrigi* y *G. argentina* (0,56) (Figura 30).

Respecto a los recursos de polen, los valores más elevados de superposición de nicho se hallaron entre las especies *M. orbignyi* y *G. argentina* (0,79), seguido de *T. fiebrigi* y *G. argentina* (0,72) y de *T. fiebrigi* y *M. orbignyi* (0,64) (Figura 30).

Durante todo el período de muestreo, los recursos florales de *Capparis retusa* (Capparidaceae), *Maytenus-Moya* (Celastraceae) y *Prosopis* (Fabaceae, Mimosoideae) fueron compartidos por las tres especies de Meliponini. Sin embargo, *Schinopsis-Schinus* (Anacardiaceae), *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae) y *Bulnesia sarmientoi* (Zygophyllaceae) fueron compartidas sólo por *T. fiebrigi* y *M. orbignyi*, y *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae) y *Capparis speciosa* (Capparidaceae) sólo por *M. orbignyi* y *G. argentina*.

Fig. 30. Recursos alimentarios compartidos por las abejas Meliponini en el Palosantal. Los valores numéricos indican el valor de superposición de nicho alimentario entre los pares de especies de abejas, para néctar (N) y para polen (P). Nota: se consideraron sólo los tipos polínicos forrajeados intensivamente por las abejas (representados en > 10%).



4.11. Caracterización morfológica de los tipos polínicos más relevantes en la dieta

Algunos de los tipos más relevantes en la dieta de las tres especies de abejas han sido previamente descritos. Los tipos polínicos correspondientes a 12 especies se describen por primera vez. Las descripciones se ordenan por familia. Referencias de las abreviaturas: DP (diámetro polar), DE (diámetro ecuatorial), VP (vista polar) y VE (vista ecuatorial).

ACHATOCARPACEAE

Achatocarpus praecox (Lám. 6 a, b; Lám. 10 a)

Granos pantoporoidados, esferoidales, apolares. Diámetro de 24 a 30 μm . Poroides en número de 5 a 7, principalmente 6, con membrana apertural esculturada. Exina de 1 a 2 μm de espesor, tectada, escábrida. MEB: Se observa la superficie del grano escábrida y la membrana apertural granulada. De acuerdo a Skvarla & Nowicke (1982) sobre los gránulos hay microespínulas. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

ARECACEAE

Trithrinax schizophylla (Lám. 6 c-f; Lám. 10 b, d)

Granos monosulcados, heteropolares, de simetría bilateral. Formas muy variables, de biconvexos a plano-convexos (forma de bote o a veces algo piriformes) en VP, circulares a elípticos en VE. DP: 19-26 μm , DE mayor: 33-42 μm , DE menor: 25-36 μm . Sulcos largos con membrana apertural psilada. Exina de 1 a 2 μm de espesor, semitectada, microreticulada. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Se observa la superficie punteada-microreticulada. Observaciones: los granos se estudiaron sobre el material hallado en los nidos.

ASTERACEAE

Parthenium hysterophorus (Lám. 6 g-i; Lám. 10 c)

Granos tricolporados, esferoidales, radiosimétricos. Contorno circular en VP y VE. DP = DE: 20-21 μm . Colpos largos, ora lalongados. Exina de 5 μm de espesor, tectada, columelada, equinada, caveada, cavus de 1 μm de espesor. Espinas de 3 μm de longitud, anchas, punteadas hasta la mitad de su longitud, exina entre espinas de 1 μm de espesor. MEB: Se observa que la superficie es punteada entre las espinas. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

CAPPARIDACEAE

Capparis retusa (Lám. 7 a-d; Lám. 10 e)

Granos tricolporados, esferoidales a subprolotos, radiosimétricos. Contorno elíptico-subromboidal en VE, circular en VP. DP: 23-29 μm , DE: 20-24 μm . Colpos largos con membrana apertural granulada, endoapertura lalongada con membrana apertural granulada. Exina de 1 μm de espesor, tectada, microequinada. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Se observa la superficie del grano con microespinas de distribución irregular, y la membrana apertural densamente esculturada, con gránulos de diferente tamaño. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

Capparis salicifolia (Lám. 7 e-f, h-i; Lám. 10 f, h)

Granos tricolporados, esferoidales a perprolotos, radiosimétricos. Contorno elíptico-subromboidal en VE, circular en VP. DP: 30-47 μm , DE: 21-37 μm . Colpos largos con membrana apertural lisa, endoapertura lalongada con membrana apertural granulada. Exina de 2 μm de espesor, semitectada, microreticulada. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Las observaciones coinciden con las realizadas con MO. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

Capparis speciosa (Lám. 7 g, j-l; Lám. 11 a-b)

Granos tricolporados, suboblotos a prolotos, radiosimétricos. Contorno elíptico-subromboidal en VE, subcircular en VP. DP: 22-30 μm , DE: 19-24 μm . Colpos largos con membrana apertural lisa, endoapertura lalongada con membrana apertural granulada. Exina de 1 μm de espesor, semitectada, microreticulada,

con engrosamientos polares. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Las observaciones coinciden con las realizadas con MO. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

Capparis tweediana (Lám. 6 j-l; Lám. 10 g)

Granos tricolporados, suboblato-esferoidales a perprolotos, radiosimétricos. Contorno elíptico-subromboidal en VE, circular en VP. DP: 25-40 µm, DE: 18-27 µm. Colpos largos con membrana apertural lisa, endoapertura lalongada con membrana apertural granulada. Exina de 2 µm de espesor, semitectada, microreticulada. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Las observaciones coinciden con las realizadas con MO. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

FABACEAE, subfamilia CAESALPINIOIDEAE

Caesalpinia paraguariensis (Lám. 8 a-c; Lám. 11 c)

Granos tricolporados, suboblotos a esferoidales, radiosimétricos. Contorno elíptico en VE, circular en VP. DP: 33-43 µm, DE: 38-48 µm. Colpos cortos, de hasta 10 µm de longitud, endoapertura lalongada. Aperturas rodeadas por un margen microreticulado, amplio, de hasta 20 µm de ancho. Exina de 3 µm de espesor, semitectada, reticulada, columelas capitadas, muros simplicolumelados. Relación sexina/nexina: 2:1. MEB: Se observa la membrana apertural microreticulada de superficie irregular. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

Cercidium praecox* ssp. *praecox (Lám. 8 d-h)

Granos tricolporados, esferoidales a subprolotos, radiosimétricos. Contorno elíptico en VE, subcircular en VP. DP: 24-27 µm, DE: 20-22 µm. Colpos largos, con puente, endoapertura difusa. Aperturas rodeadas por un margen amplio, escábrido, de hasta 8-10 µm de ancho. Exina de 1,5-2 µm de espesor, semitectada, reticulada, columelas capitadas, muros simplicolumelados, lúmenes irregulares, de menor tamaño hacia las aperturas, con báculos

intraluminares. Relación sexina/nexina: 2:1. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

NYCTAGINACEAE

Pisonia zapallo var. ***guaranitica*** (Lám. 8 i-l; Lám. 11 d)

Granos tricolpados, suboblitos a prolitos, radiosimétricos. Contorno circular a elíptico en VE, subcircular a circular en VP. DP: 30-37 µm, DE: 23-34 µm. Colpos largos con membrana apertural microgranulada. Exina de 2 µm de espesor, tectada, microequinada-microgranulada. Relación sexina/nexina: 1:1. MEB: Se observa la superficie del grano con microespínulas y perforaciones irregularmente esparcidas, y la membrana apertural microequinada y microgranulada. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

OLACACEAE

Ximenia americana (Lám. 9 a-c)

Granos tricolporados, esferoidales a prolitos, radiosimétricos. Contorno elíptico a rectangular en VE, angular a semiangular en VP. DP: 15-18 µm, DE: 12-15 µm. Colpos largos, endoapertura difusa. Exina de 1 µm de espesor, semitectada, microreticulada. Observaciones: los granos se estudiaron sobre el material hallado en los nidos.

ZYGOPHYLLACEAE

Bulnesia sarmientoi (Lám. 9 d-f)

Granos tricolporados, esferoidales a prolitos, radiosimétricos. Contorno elíptico en VE, circular a subcircular en VP. DP: 15-19 µm, DE: 9-15 µm. Colpos largos, con puente, endoapertura difusa. Exina de 1 µm de espesor, semitectada, microreticulada, columelas capitadas. Relación sexina/nexina: 1:1. Material de referencia: Vossler s/nº (LP; BA).

Lám. 6: Fotografías al MO de los tipos polínicos descritos, **a-b: *Achatocarpus praecox*** (Achatocarpaceae), a) superficie, b) corte óptico; **c-f: *Trithrinax schizophylla*** (Arecaceae), c) vista polar distal en corte óptico, d) vista polar proximal en superficie, e) vista ecuatorial en superficie, f) vista ecuatorial en corte óptico; **g-i: *Parthenium hysterophorus*** (Asteraceae), g) vista polar en superficie, h) vista ecuatorial en superficie, i) vista polar en corte óptico; **j-l: *Capparis tweediana*** (Capparidaceae), j) vista ecuatorial en superficie, k) vista ecuatorial en corte óptico, l) vista polar en corte óptico. Escala 10 µm.

Lám. 7: Fotografías al MO de los tipos polínicos descritos, **a-d: *Capparis retusa*** (Capparidaceae), a y d) vista ecuatorial en superficie, b) vista polar en superficie, c) vista polar en corte óptico; **e-f, h-i: *Capparis salicifolia*** (Capparidaceae), e-f) vista ecuatorial en superficie, h) vista ecuatorial en corte óptico, i) vista polar en superficie; **g, j-l: *Capparis speciosa*** (Capparidaceae), g) vista ecuatorial en superficie, j) vista ecuatorial en corte óptico, k) vista polar en superficie, l) vista polar en corte óptico. Escala 10 µm.

Lám. 8: Fotografías al MO de los tipos polínicos descritos, **a-c: *Caesalpinia paraguariensis*** (Fabaceae), a) vista ecuatorial en superficie, b) vista polar en superficie, c) vista polar en corte óptico; **d-h: *Cercidium praecox*** (Fabaceae), d, f) vista ecuatorial en superficie, e) vista ecuatorial en corte óptico, g) vista polar en superficie, h) vista polar en corte óptico; **i-l: *Pisonia zapallo* var. *guaranitica*** (Nyctaginaceae), i) vista ecuatorial en superficie, j) vista ecuatorial en corte óptico, k) vista polar en superficie, l) vista polar en corte óptico. Escala 10 µm.

Lám. 9: Fotografías al MO de los tipos polínicos descritos, **a-c: *Ximenia americana*** (Olacaceae), a) vista ecuatorial en superficie, b) vista ecuatorial en superficie (grano con contorno elíptico), c) vista polar inclinada, parcialmente en superficie; **d-f: *Bulnesia sarmientoi*** (Zygophyllaceae), d) vista ecuatorial en superficie, e) vista ecuatorial en corte óptico, f) vista polar en corte óptico. Escala 10 µm. **g-i:** Tipos polínicos presentes en las reservas alimentarias: g) *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*; h) *Prosopis* sp. y *Ziziphus mistol*; i) *Trithrinax schizophylla*, *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*, *Parthenium hysterophorus* y *Celtis* sp.

Lám. 10: Fotomicrografías al MEB de los tipos polínicos más representados en las muestras, **a: *Achatocarpus praecox*** (Achatocarpaceae), aspecto general de un conjunto de granos; **b, d: *Trithrinax schizophylla*** (Arecaceae), b) vista ecuatorial, d) vista polar distal; **c: *Parthenium hysterophorus*** (Asteraceae), aspecto general de un conjunto de granos en diferentes vistas; **e: *Capparis retusa*** (Capparidaceae), vista ecuatorial inclinada; **f, h: *Capparis salicifolia*** (Capparidaceae), f) vista polar y ecuatorial, h) detalle de la superficie de la exina; **g: *Capparis tweediana*** (Capparidaceae), vista ecuatorial. Escalas: **a, c, f** (10 µm); **b, d, g** (5 µm); **e, h** (2 µm).

Lám. 11: Fotomicrografías al MEB de los tipos polínicos más representados en las muestras, **a-b: *Capparis speciosa*** (Capparidaceae), a) vista ecuatorial inclinada, b) vista polar; **c: *Caesalpinia paraguariensis*** (Fabaceae), vista polar; **d: *Pisonia zapallo* var. *guaranitica*** (Nyctaginaceae), vista ecuatorial; **e: *Solanum* sp.** (Solanaceae), vista ecuatorial inclinada; **f: *Maytenus vitis-idaea* - *Moya spinosa*** (Celastraceae) (1) junto a *Schinopsis* sp. - *Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae) (2), ambos en vista ecuatorial inclinada; **g: *Pterogyne nitens*** (Fabaceae), vista ecuatorial inclinada; **h: *Sideroxylon obtusifolium*** (Sapotaceae), vista ecuatorial. Escalas: **a, b, f, g, h** (5 µm); **c, d, e** (10 µm).

Lám. 12: Fotomicrografías al MEB de los conjuntos de tipos polínicos presentes en las reservas alimentarias de *Melipona orbignyi* (**a**, **b**, **c**) y de *Tetragonisca fiebrigi* (**d**), **1**: tétrade de *Mimosa*; **2**: políade de *Albizia inundata*; **3**: *Prosopis* sp.; **4**: *Capparis retusa*; **5**: políade de *Acacia* sp.; **6**: *Sideroxylon obtusifolium*; **7**: *Parthenium hysterophorus*; **8**: *Capparis tweediana*; **9**: *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus*; **10**: *Trithrinax schizophylla*. Escalas: **a**, **c**, **d** (20 µm); **b** (50 µm).

Lámina 6:

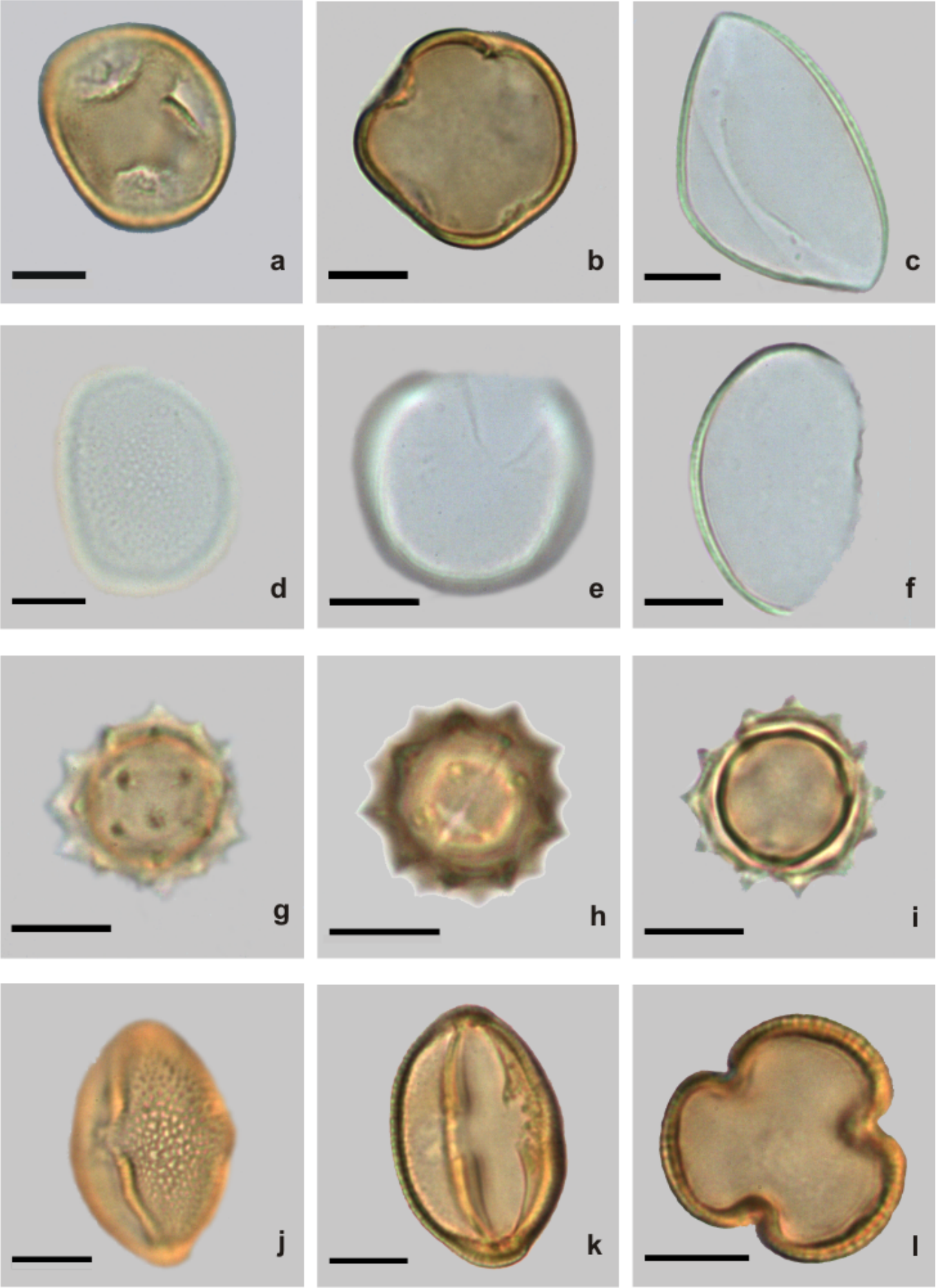


Lámina 7:

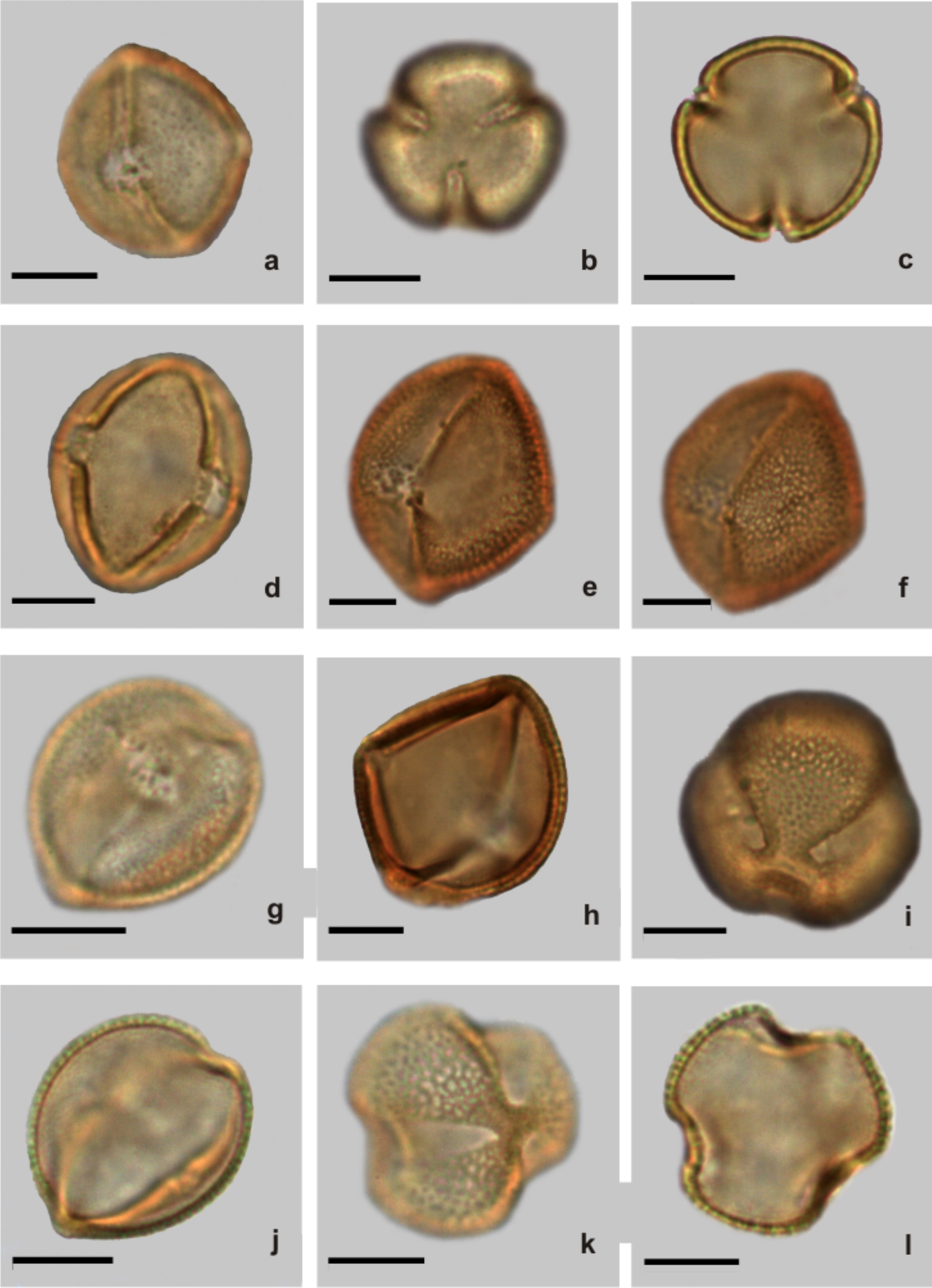


Lámina 8:

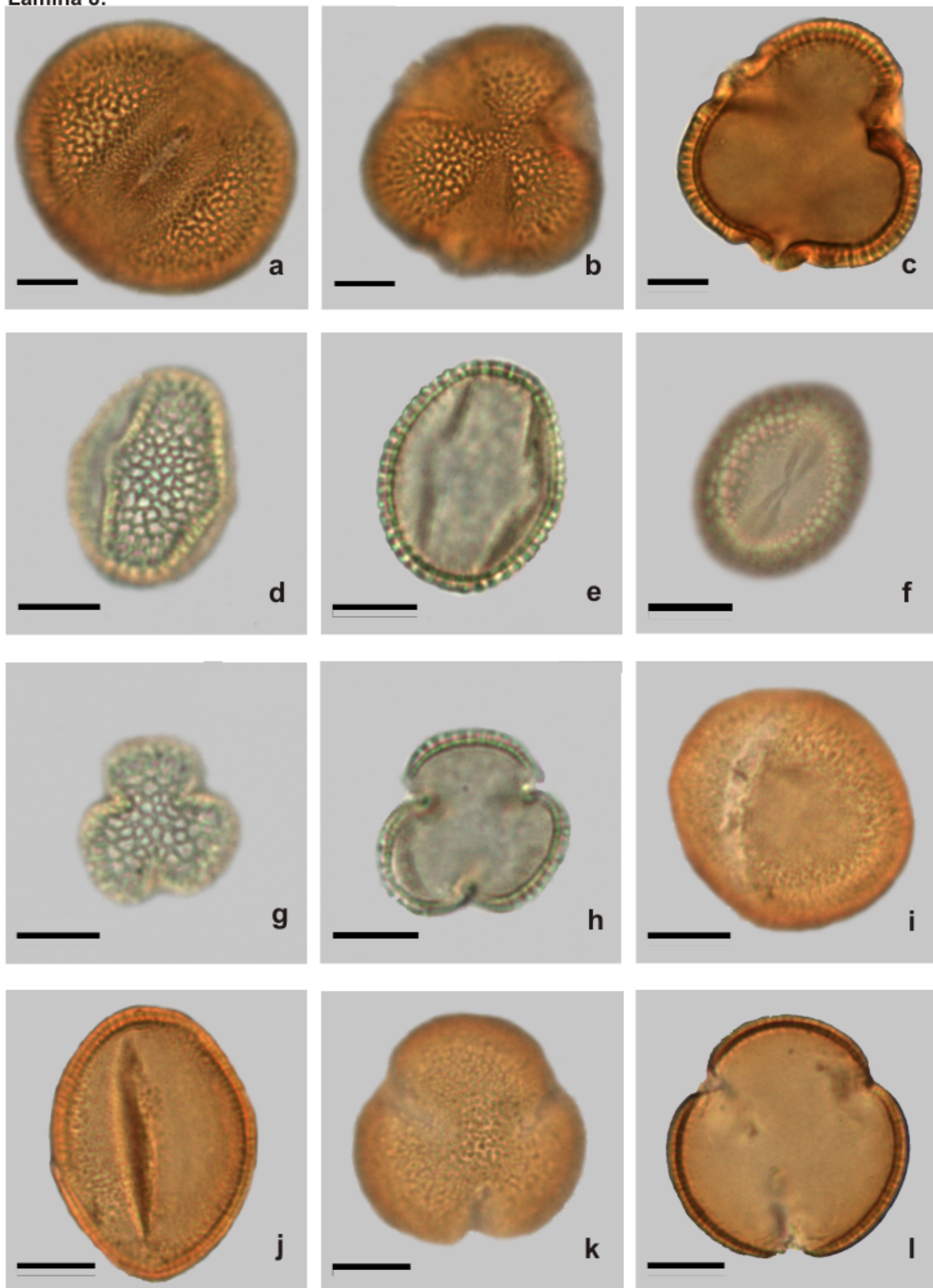
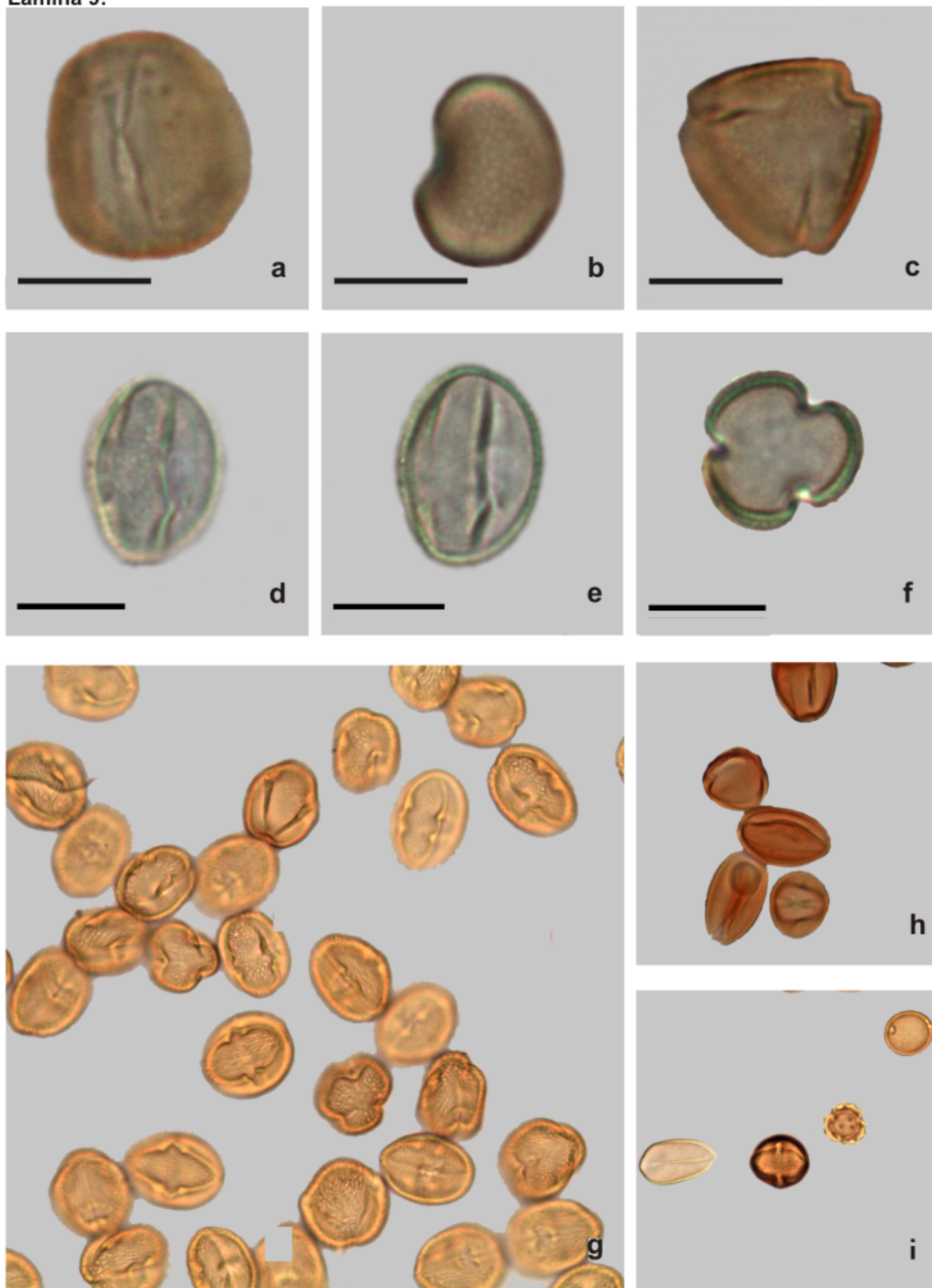


Lámina 9:



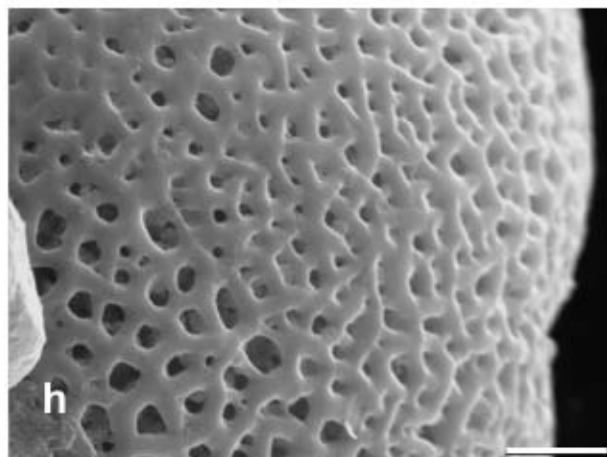
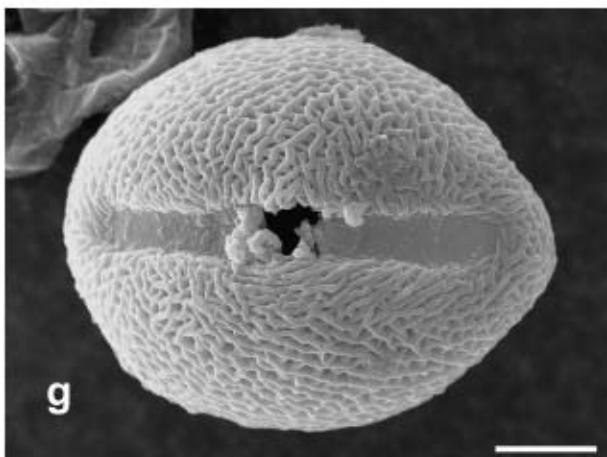
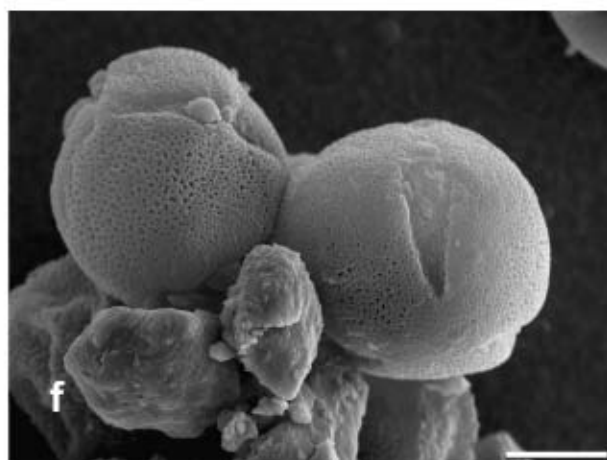
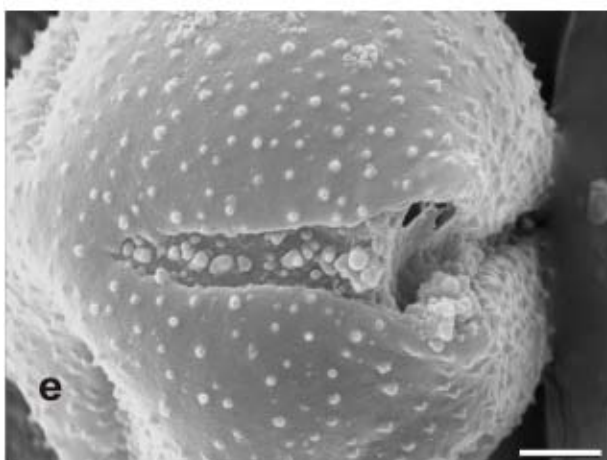
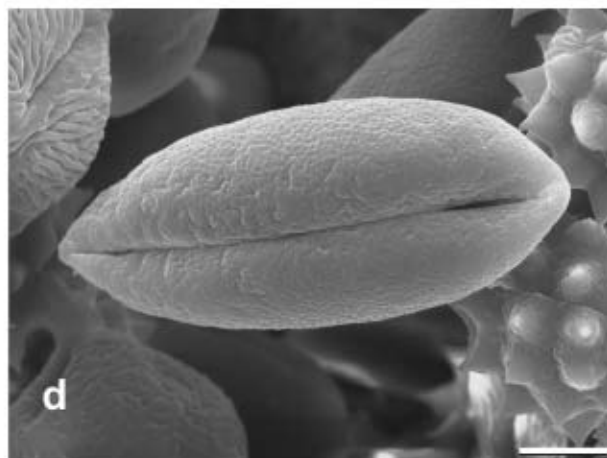
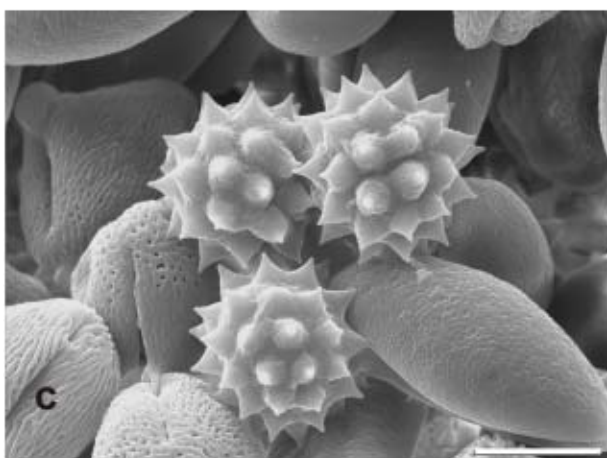
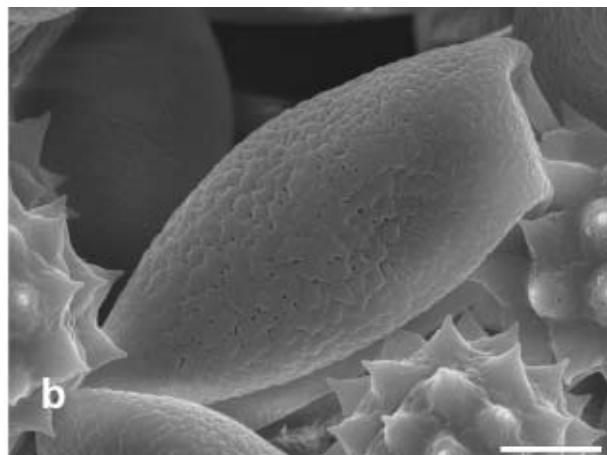
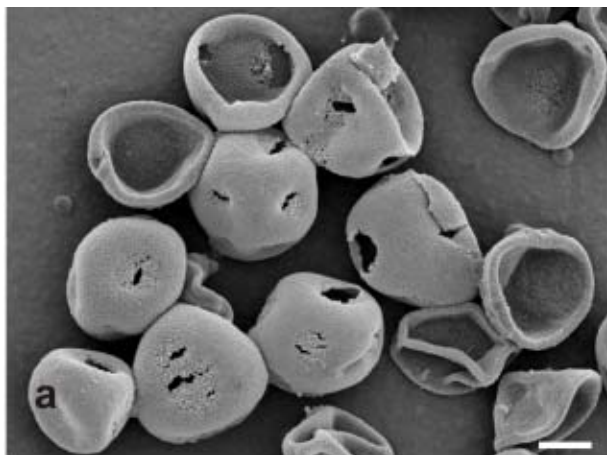


Lámina 10:

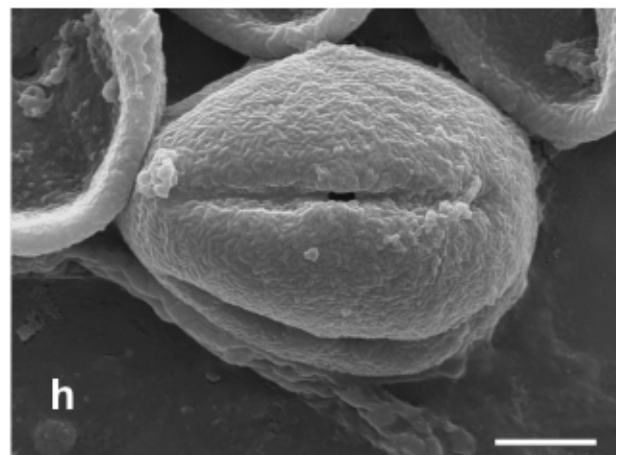
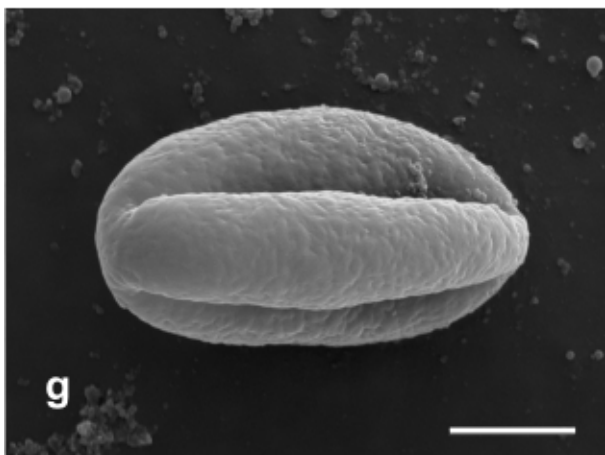
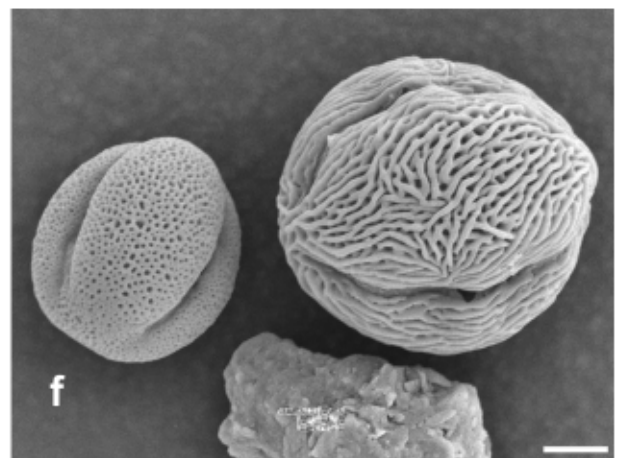
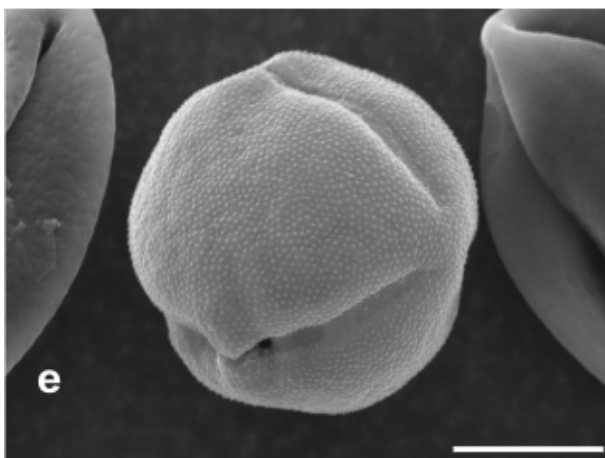
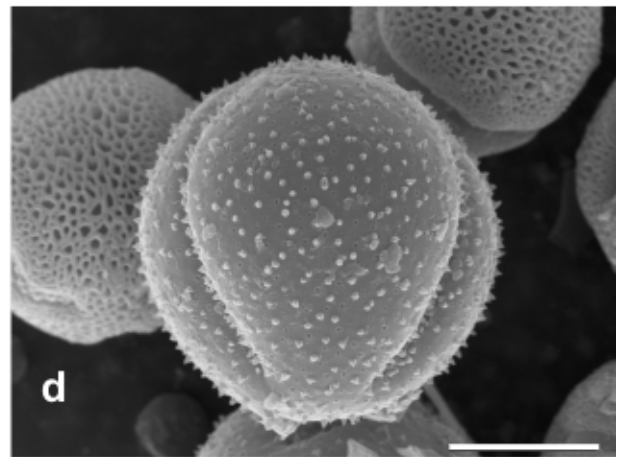
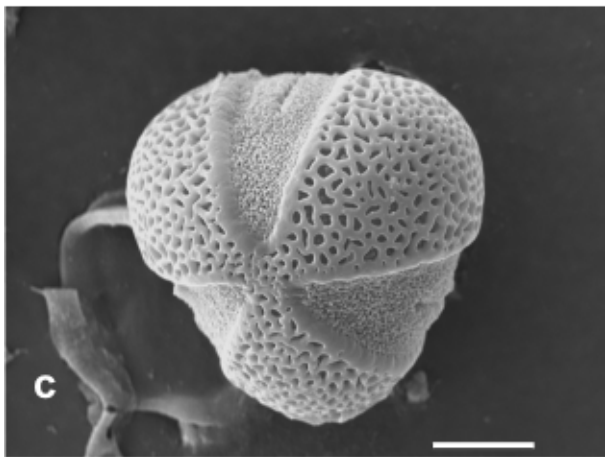
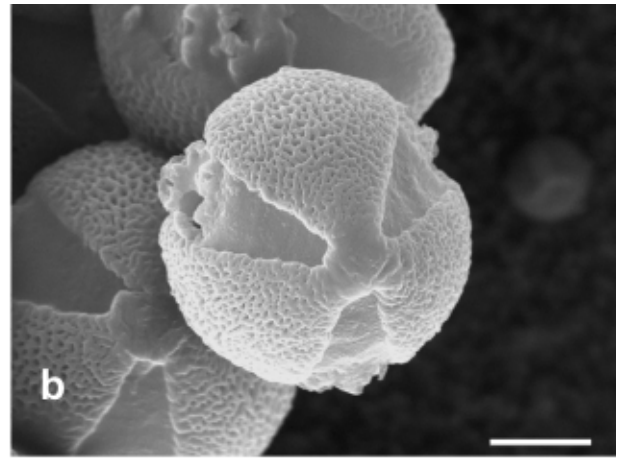
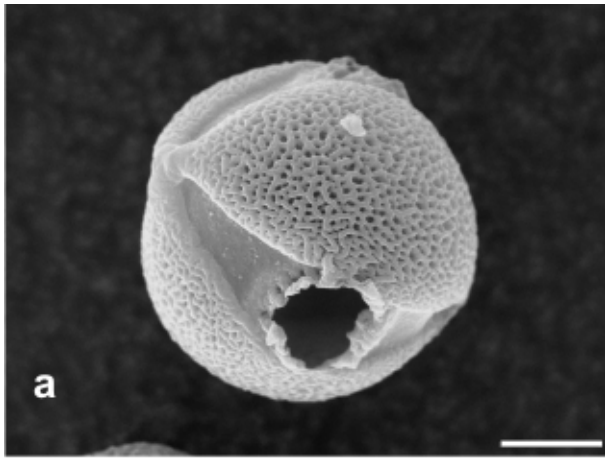


Lámina 11:

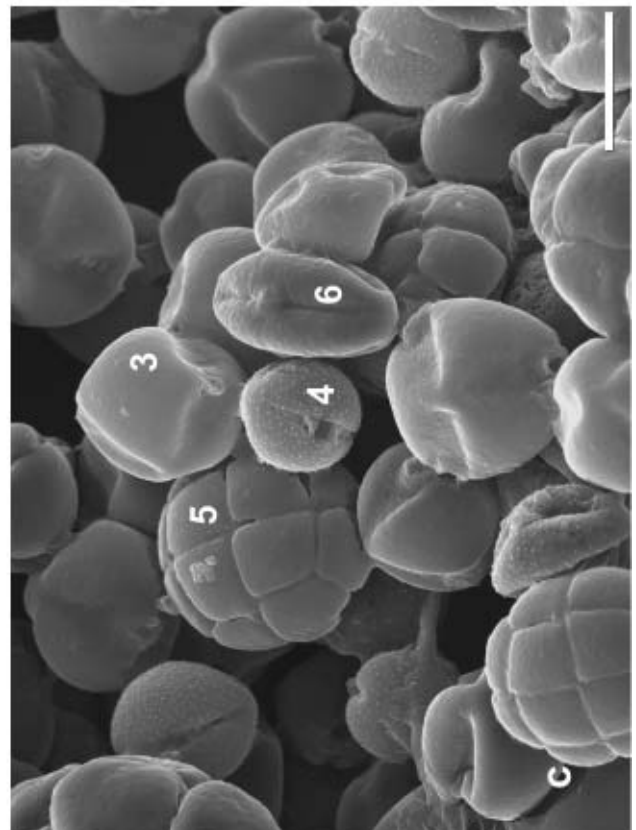
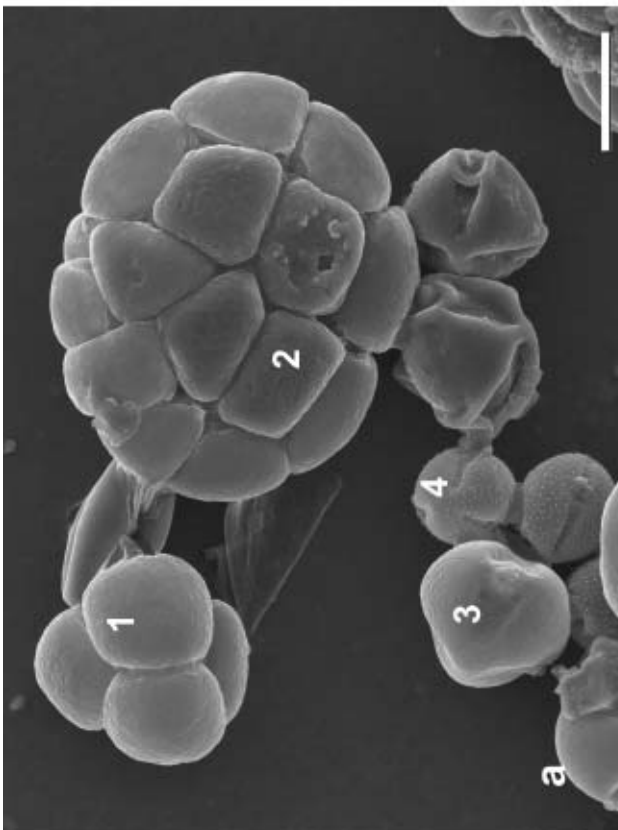
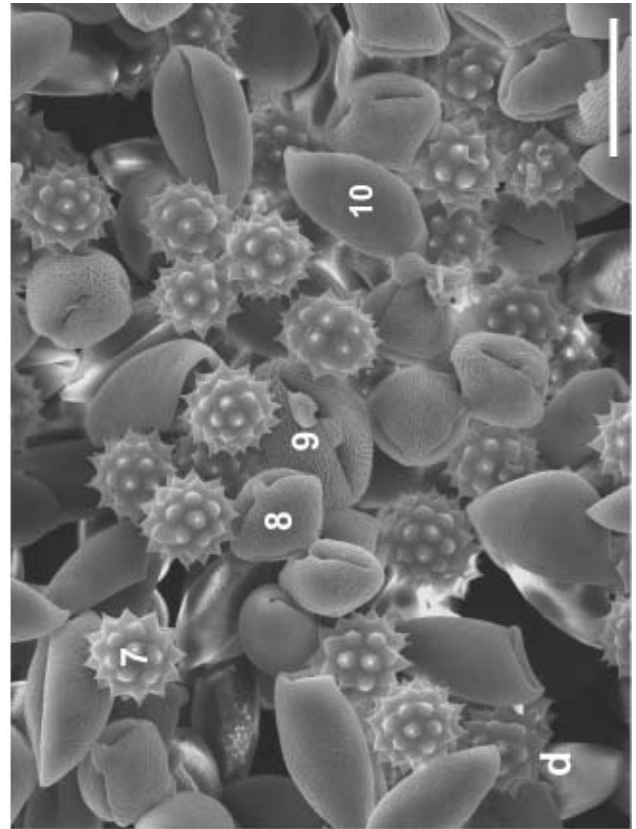
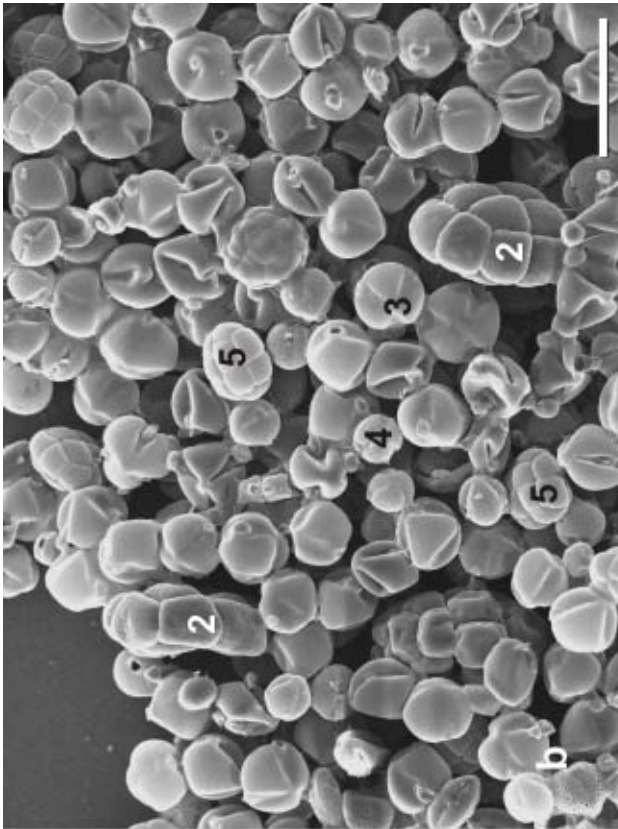


Lámina 12:

CAPÍTULO 5. DISCUSIÓN

La utilización de los recursos nectaríferos y poliníferos del bosque chaqueño, por parte de *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina*, es discutida en el marco de las hipótesis planteadas en la introducción.

5.1. Hipótesis 1

Las abejas Meliponini del Chaco Seco recolectan polen de morfología muy variada, ya que forrajea plantas de diversas familias. Es decir que no hay una preferencia por determinada morfología polínica como ocurre en algunos grupos de abejas.

Predicción

Se espera encontrar una amplia diversidad de tipos morfológicos de polen, incluyendo modo de dispersión, tamaño (transformado en volumen), tipo de apertura y escultura.

En abejas generalistas, como las Meliponini, que necesitan abastecer sus enormes colmenas con grandes cantidades de alimento, es esperable hallar un amplio espectro de tipos polínicos. *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina* no escaparon a esa generalización. Un universo de tipos polínicos fue encontrado en las muestras provenientes de las masas de polen (Lám. 9 g-i; Lams 10-12). Esta diversidad de tipos refleja la diversidad de plantas utilizadas a lo largo del año por las Meliponini en el Chaco Seco. La mayoría de los tipos polínicos utilizados fueron mónades (i.e. granos liberados individualmente), aunque también se identificaron distintos tipos de políades (i.e. granos liberados en grupos pero siempre un mismo número de granos) que reflejan la utilización de Fabaceae (subfamilia Mimosoideae) como *Albizia* (políade constituida por más de 16 granos), *Acacia* y *Mimosa* (políades de 16 y cuatro u ocho granos, respectivamente) (Lám. 12). La recolección de políades

de Mimosoideae también ha sido registrada para otras Meliponini en Brasil tropical; allí fueron identificadas: *Piptadenia*, *Acacia*, *Mimosa*, *Inga*, *Stryphnodendron* y *Anadenanthera* (Absy & Kerr 1977; Ramalho *et al.* 1985, 1989; Ramalho 1990; Marques-Souza 1996; Marques-Souza *et al.* 1996; Monteiro & Ramalho 2010). Sin embargo, en el Chaco Seco, ninguna de las tres Meliponini recolectó políades intensivamente como ocurrió en esos ambientes tropicales. Las mónades, en su mayoría tricolporadas, prevalecieron en la totalidad de las masas polínicas (Lams 6-11); en ellas hay dos caracteres que merecen ser resaltados: el tamaño, en esta oportunidad transformado en volumen, y la escultura. Se observó que en la dieta de las tres especies predominan los granos de volumen pequeño ($524-8.181\mu\text{m}^3$), seguido por los medianos ($8.182-65.448\mu\text{m}^3$) (Fig. 26). El predominio de un volumen bastante uniforme en la dieta fue responsable de las escasas diferencias significativas halladas entre los distintos tipos de conteo de las masas polínicas (Apéndice II). Si se compara, por ejemplo, con los granos recolectados por otras abejas, como *Xylocopa augusti* Lepeletier y *Apis mellifera*, se observa que éstos recolectan polen de volumen más variado (O'Rourke & Buchmann 1991; Tellería 1999; Tamame (Tesis *inéd.*)). En cambio, si se compara con los granos recolectados por algunas abejas especialistas como de la tribu Emphorini se observa un predominio de granos con mucho volumen, acompañados además por una superficie espinosa (Tellería 2003; Sipes & Tepedino 2005; Schlindwein *et al.* 2009). Los factores que participan en la elección de las fuentes alimentarias son complejos y obedecen a numerosos factores que dependen tanto de las abejas como de las flores (e.g. Westerkamp 1996). Los trabajos realizados en Brasil sobre la colecta de Meliponini no hacen referencia al volumen del polen, en cambio enfatizan sobre el tamaño pequeño de las flores forrajeadas (Ramalho 1990, 2004; Wilms *et al.* 1997; Monteiro & Ramalho 2010). Trabajos llevados a cabo en especies de diferentes familias de plantas, han mostrado que existe una relación entre el volumen del polen y la longitud del estilo. Esta correspondencia fue explicada con relación a la cantidad de nutrientes que necesita el polen para que el tubo polínico logre alcanzar al óvulo. Los estilos largos se correlacionan con el polen de mayor volumen, y los de estilo corto con los de menor volumen (e.g. Roulston *et al.* 2000; Torres 2000). Diversos autores sugirieron que en los ambientes

tropicales, habría una coevolución difusa entre Meliponini y los árboles con flores pequeñas, entre otros caracteres (Wilms *et al.* 1997; Ramalho 2004; Monteiro & Ramalho 2010). Cabe mencionar que durante las recorridas realizadas en el bosque chaqueño, se observó que las plantas más utilizadas por las Meliponini también tenían flores pequeñas, lo que podría explicar -al menos en parte- el predominio de polen con volumen pequeño en la dieta de las Meliponini.

Una explicación alternativa puede buscarse en la teoría de redes de interacciones mutualistas. En este marco, y considerando a Bascompte *et al.* (2003), los árboles y arbustos de flores pequeñas en el Chaco Seco, cuyas flores presentan morfología generalizada (simetría radial, néctar y polen fácilmente accesibles), estarían interactuando principalmente con abejas generalistas (como las abejas de la tribu Meliponini) formando un núcleo de taxones que puede conducir a la evolución de la comunidad completa. Esta estructura provee a las comunidades una mejor respuesta a las perturbaciones, ya que la extinción de alguna de las especies generalistas interactuantes no perjudicaría la existencia de las restantes (Bascompte *et al.* 2003).

Con respecto a la escultura de los granos forrajeados, se debe tener presente que existen factores propios de la anatomía de las abejas y factores que entran en el campo de la física como las cargas electrostáticas entre la superficie del polen y el cuerpo de las abejas, que también gravitan en la recolección de polen (Chaloner 1986; Vaissière & Vinson 1994). Las abejas Meliponini poseen corbícula, un área plana o algo cóncava y poco pilosa en el tercer par de patas (Michener 2007). Esta estructura “obliga” a las abejas a humedecer el polen para formar las cargas polínicas permitiendo transportar, eficientemente, grandes cantidades de polen independientemente del tamaño o la escultura (Thorp 2000). Sin dudas, esta modalidad de “trabajar el polen” representa una ventaja sobre las abejas que transportan el polen seco ya que, al humedecerlo con néctar, pueden transportar mayores cantidades de granos de polen aumentando el tamaño de la carga (Houston 1989; Michener 1999).

La presencia de corbículas en Meliponini contribuye a explicar la gran diversidad de tipos polínicos identificados en la dieta, aunque no es suficiente

para explicar la escasez de granos de polen equinados. Predominan los granos reticulados-microreticulados-estriados (como los de *Maytenus-Moya*, *Schinopsis-Schinus*, *Trithrinax schizophylla*, diversos *Capparis*, *Castela coccinea*, *Caesalpinia paraguariensis*) seguidos de escábridos-punteados (*Prosopis*, *Ziziphus*) y microequinados (*Capparis retusa*) (Fig. 26; Láms 10-12). Los granos equinados, que son muy comunes en los espectros de recolección de algunas abejas (típicos de las familias Asteraceae, Cactaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Cucurbitaceae entre otras), y los granos con filamentos de viscina (característicos de Onagraceae), de los cuales existe una abundante oferta en la región, tienen escaso significado en la dieta de las Meliponini estudiadas. Si bien la familia Asteraceae está altamente representada en la vegetación del Chaco, su escasez en las muestras es aún más llamativa ya que la mayoría de sus especies presentan flores generalizadas (Torres & Galetto 2002), al igual que las plantas forrajeadas por las Meliponini estudiadas. Podría existir competencia con otros polinizadores por esos recursos, pero también es probable que la oferta de floraciones masivas en los estratos arbóreos y arbustivos -cuyos granos carecen de espinas- sea más atractiva para estas abejas.

Por todo lo expuesto, la Hipótesis 1 es aceptada, pues las Meliponini forrajearon sobre una notable diversidad de tipos polínicos, aunque los granos de gran volumen y equinados no fueron muy utilizados. La abundancia de granos pequeños a medianos y no espinosos en las colmenas estudiadas, estaría más relacionada con una oferta dominada por floraciones que presentan esos tipos polínicos más que con alguna preferencia por parte de las abejas.

5.2. Hipótesis 2

El patrón de forrajeo de Geotrigona argentina presenta ciertas particularidades relacionadas a la nidificación subterránea y a la existencia de períodos de inundación, que en el Chaco Seco sucede en verano y otoño.

Predicción

*Se espera que los recursos almacenados por *Geotrigona argentina* provengan mayormente de estaciones previas a las inundaciones de verano y otoño.*

El “alpamisqui” (*Geotrigona argentina*) es una especie de nidificación subterránea, que construye sus nidos en las cámaras de grandes hormigueros abandonados. Si bien la arquitectura del nido de estas abejas no difiere de la que presentan los nidos construidos en los troncos ahuecados, merece destacarse que el microambiente en que ambos son edificados es totalmente distinto. Las abejas “alpamisqui” construyen el nido en el techo de la cámara e impermeabilizan su superficie con un tapizado de cerumen, como lo hacen otras Meliponini de hábito subterráneo (Nogueira-Neto & Sakagami 1966; Camargo & Moure 1996; Roubik 2006). Gracias a las galerías de drenaje del antiguo hormiguero los nidos subterráneos pueden eliminar el agua ingresada en las cámaras como consecuencia de las inundaciones estivo-otoñales. Así como la arquitectura del nido está adaptada a las inundaciones, y a que disponen de menos días para el forrajeo que aquellas abejas que nidifican en troncos de árboles, es de esperar que el forrajeo también presente alguna particularidad, como ser rápido y estar concentrado en pocos recursos.

Tanto las muestras de invierno, como de primavera y verano, mostraron un patrón de forrajeo que consistió en el uso intensivo de pocos recursos (a veces uno solo, en el caso de *Capparis retusa* en la miel, y de *Prosopis* sp. en las masas polínicas) (Tablas 7 y 8; Figs 19 y 20), indicando un sistema de comunicación eficiente respecto a la ubicación de los recursos florales más productivos, traducido en una masiva explotación de los mismos.

El nido de invierno (nido 3) mostró que las plantas forrajeadas correspondieron a las primeras floraciones del ciclo anual en el Chaco Seco, las más explotadas fueron *Prosopis* sp., *Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa*, *Pisonia zapallo* y *Ziziphus mistol* (Figs 19 y 20). Cabe destacar el uso de un único tipo polínico (*Prosopis* sp.) como recurso polinífero en esta estación.

Los nidos de primavera (nidos 4, 5 y 6) también mostraron una intensiva explotación, entre uno y tres recursos por nido, tanto para la elaboración de miel (*Capparis retusa*, *Prosopis* sp. y *Capparis tweediana-speciosa*) como de las masas polínicas (*Capparis retusa*, *Capparis tweediana-speciosa*, *Prosopis* sp., *Achatocarpus praecox* y *Capparis speciosa*). Cabe resaltar que en esta estación se hallaron florecidas una gran cantidad de plantas, pero que las abejas hicieron uso sólo de muy pocas.

Finalmente, en el verano, las reservas de los nidos contuvieron elevadas concentraciones de néctar y polen de floraciones invierno-primaverales (*Prosopis* sp., *Ziziphus mistol* y *Castela coccinea* en las mieles, y *Prosopis* sp., *Castela coccinea* y *Maytenus vitis-idaea-Moya spinosa* en las masas polínicas). Los nidos muestreados a mediados de verano (febrero), antes de las inundaciones, conducen a pensar que *G. argentina* tiene la capacidad de almacenar grandes cantidades de recursos rápidamente, que le permitiría subsistir en las épocas de inundación. Probablemente, las condiciones climáticas hayan contribuido a moldear el comportamiento de forrajeo de *G. argentina*. Durante el invierno, los suelos de la llanura chaqueña están sujetos a sequías; en cambio a fines de verano y otoño (Fig. 2) suceden las inundaciones (Pennington *et al.* 2000). En época de inundación, las abejas cuyos nidos fueron cubiertos por las aguas no podrían salir a buscar alimento, por lo que suponer que su actividad de forrajeo se concentra en épocas previas a las inundables podría ser una estrategia adaptativa en abejas subterráneas de grandes colonias (Vossler *et al.* 2010). Por otro lado, la concentración del forrajeo en pocos recursos florales en cada nido estaría indicando un sistema eficiente de comunicación en beneficio de un forrajeo exitoso y llevado a cabo en un corto período de tiempo.

Durante la tarea de campo, no se encontraron nidos de *Geotrigona argentina* a finales del verano ni durante el otoño, posiblemente debido al cese de actividad de forrajeo de estas abejas subterráneas. Por este motivo, no se pudo confirmar el uso intensivo de recursos provenientes de floraciones estivales, como sí fue observado en los nidos 5 y 6 de *Tetragonisca fiebrigi* (*Trithrinax schizophylla* y *Schinopsis-Schinus*) y los nidos 9 y 10 de *Melipona*

orbignyi (*Schinopsis-Schinus* y *Solanum*) (Figs. 5, 6, 12 y 13). Sin embargo, en dos pots de polen del nido 1 de *G. argentina* se detectó un diversificado espectro de plantas herbáceas primavera-estivales escasamente representadas. Es decir, *G. argentina* forrajeó plantas primavera-estivales pero en bajas proporciones.

La hipótesis planteada es aceptada sobre la base de los datos obtenidos. Sin embargo, sería necesario analizar muestras de otoño, para dar mayor sustento a la presente hipótesis.

5.3. Hipótesis 3

Al igual que otras abejas Meliponini, las especies chaqueñas estudiadas utilizan una gran diversidad de recursos florales, pero concentran su forrajeo en pocas especies.

Predicción

Se espera hallar elevados valores de diversidad (H') pero bajos valores de equitabilidad (J'), tanto para los recursos nectaríferos como poliníferos utilizados por las tres especies de abejas.

En las tres especies estudiadas, la composición polínica de los nidos provenientes de una misma estación presentó valores de diversidad y equitabilidad muy variables.

Recursos florales utilizados por *Tetragonisca fiebrigi* “rubiecita”

En las mieles de *Tetragonisca fiebrigi* “rubiecita”, se halló un total de 34 tipos polínicos, en tanto que 36 fueron identificados en las masas de polen. En general los valores de diversidad más altos corresponden a las muestras de primavera y verano (Fig. 27), coincidiendo con las temperaturas más elevadas (Fig. 2) y con la mayor oferta de especies en flor (Fig. 3). Los nidos de invierno y otoño presentaron un valor de diversidad bajo pues sólo pocas especies fueron importantes en la dieta. Durante el invierno, sólo pocas floraciones

fueron forrajeadas intensivamente (*Maytenus vitis-idaea*, *Moya spinosa*, *Prosopis* sp. y *Capparis tweediana* y *C. salicifolia*) mientras que otras especies estuvieron escasamente representadas, entre ellas, *Ziziphus mistol* en las mieles y *Achatocarpus praecox*, *Castela coccinea*, *Acanthosyris falcata* y *Cercidium praecox* en las masas polínicas (Tablas 3 y 4; Figs 5 y 6). La elevada representatividad de especies que florecen en verano y otoño (*Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Schinus fasciculatus* y *Trithrinax schizophylla*) en tres de los cuatro nidos de invierno (1, 2 y 18) es una evidencia del aprovisionamiento que realizan estas abejas para atravesar el período desfavorable, que en la región ocurre principalmente entre mayo y agosto (Fig. 2). De acuerdo a observaciones personales, durante el invierno las actividades de forrajeo estarían más afectadas por las condiciones climáticas que por la oferta de floración, ya que pocos recursos fueron forrajeados en relación a la oferta existente (Fig. 3).

Con respecto a la equitabilidad (J'), es decir la mayor o menor uniformidad en la utilización de néctar y polen, los valores más altos fueron hallados en primavera y en verano y los más bajos en otoño e invierno (Fig. 27). En primavera y en verano, las abejas pueden acceder a los diferentes recursos con similar intensidad, ya que muchas plantas están florecidas al mismo tiempo (Apéndice I). Tanto para néctar como para polen, los recursos explotados intensivamente (> 10%) estuvieron representados por un total de 10 tipos polínicos pertenecientes a 9 familias. En ambos tipos de reservas se identificó *Schinopsis* sp.-*Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae), *Maytenus vitis-idaea*-*Moya spinosa* (Celastraceae), *Trithrinax schizophylla* (Arecaceae), *Prosopis* sp. (Fabaceae, Mimosoideae), *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae), *Celtis* sp. (Celtidaceae), *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae) y *Capparis tweediana*-*C. salicifolia* y *Capparis retusa* (Capparidaceae). Cabe señalar que *Bulnesia sarmientoi* (Zygophyllaceae) sólo fue importante en las mieles, y el tipo *Gleditsia amorphoides* (Fabaceae) en las masas de polen.

Esta modalidad más uniforme de recolección (i.e. recursos explotados con similar intensidad) sugiere un forrajeo disperso, que podría estar determinado por un sistema de reclutamiento pobre. Este hecho fue

demostrado para su especie hermana, *T. angustula* (Lindauer & Kerr 1960; Aguilar *et al.* 2005).

Como se expresó anteriormente, los valores de equitabilidad (J') fueron más bajos (en su mayoría menores a 0,60) en otoño e invierno (6 nidos), poniendo en evidencia una utilización más heterogénea de los recursos nectaríferos y poliníferos (algunos recursos explotados con alta intensidad y otros con baja intensidad). En otoño, las abejas concentraron su actividad en las últimas floraciones que ocurrieron en la región, éstas correspondieron a *Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Schinus fasciculatus*, y *Trithrinax schizophylla* (Apéndice I). A diferencia de lo que ocurre en invierno, cuando la menor intensidad de recolección podría adjudicarse a las condiciones climáticas adversas, la utilización heterogénea de los recursos en otoño estaría más relacionada a la escasa disponibilidad de especies en flor.

Al analizar los nidos de *T. fiebrigi*, se pudo detectar que las muestras se agruparon por ambiente (Fig. 7), excepto una muestra del Quebrachal (Tf 18 P prim. Q), que se asoció con las del Palosantal. En el Palosantal, la escasez de Anacardiaceae (Cabrera 1971, Prado 1993), familia intensivamente utilizada por las Meliponini, podría haber favorecido la utilización de otras familias estivo-otoñales como Arecaceae.

En *T. fiebrigi*, las muestras de miel y de polen pertenecientes a un mismo nido se encontraron agrupadas debido a una composición polínica similar, probablemente como consecuencia de una contaminación intranidal. Al respecto, cabe destacar que esta contaminación polínica entre reservas de polen y miel podría deberse a que los pots de cerumen de *T. fiebrigi* se hallan entremezclados de manera compacta, a veces difíciles de diferenciar visualmente y a que presentan tamaños muy pequeños (de 1 cm de diámetro), lo que pudo haber dificultado en parte la toma de muestras puras.

Sin embargo, las muestras no se agruparon de acuerdo al tipo de reserva analizada ni a la estación en las que fueron recolectadas (Fig. 7), al igual que las muestras de *M. orbignyi* (en parte) y de *G. argentina* (todas) (Figs 14 y 21).

Recursos florales utilizados por *Melipona orbignyi* “moro moro”

En las mieles de estas abejas se identificó un total de 24 tipos polínicos, en tanto que 25 fueron hallados en las masas de polen. Los valores de diversidad y equitabilidad fueron variables entre las estaciones, de modo que no se observó un patrón estacional en la recolección (Fig. 28).

Sin embargo, merece destacarse que los valores de J' de los nidos de verano fueron muy altos en mieles pero bajos en polen, es decir ambos recursos fueron forrajeados de manera diferente (Fig. 28). Con respecto al néctar, el forrajeo fue uniforme, esto significa que diferentes fuentes fueron forrajeadas con intensidad similar. En cambio, pocas fuentes poliníferas fueron intensivamente forrajeadas (Figs 12 y 13, nidos 1 y 10). Este comportamiento podría deberse a que las abejas del género *Melipona* poseen la habilidad de obtener, mediante vibración, polen encerrado en anteras de dehiscencia poricida. Esa habilidad les permite acceder a fuentes polínicas que no pueden ser aprovechadas por las otras Meliponini. Si bien se han registrado al menos 72 familias de plantas con anteras poricidas (Buchmann 1983), en la región estudiada sólo se encontraron representantes de las familias Solanaceae (*Solanum* sp.) y Fabaceae (*Senna* sp.). El polen de *Solanum*, forrajado a fines de primavera y durante el verano, representa un importante aporte de proteínas pues, se sabe que en general, las plantas que son polinizadas por abejas mediante vibración, en particular Solanaceae, poseen polen con los más altos valores de proteína (hasta un 54,9 %) (Roulston *et al.* 2000). En la región, diversas especies de *Solanum* (al menos 10 especies) forman parte del estrato herbáceo y subarbustivo de ambientes de vegetación abiertos (pastizales, bordes del bosque y de caminos, áreas inundables), esas especies florecen principalmente durante el verano. Dos de los tres nidos de verano (nidos 1 y 9) muestran un uso intensivo de polen de *Solanum* (Tabla 6), lo que explicaría los bajos valores de J' en verano. También un nido de fines de primavera (nido 4) presentó polen de *Solanum* en altas proporciones, junto a otros recursos poliníferos primavero-estivales como *Prosopis*, *Capparis retusa*, *Ximenia americana* y *Schinopsis-Schinus*. Este nido de primavera mostró una utilización uniforme de los recursos poliníferos (Fig. 13, nido 4). En la región, se

encuentran especies de *Senna* cuyas anteras también tienen dehiscencia poricida. Sin embargo, el polen de *Senna* es muy semejante al de *Prosopis*, y ambos presentan polimorfismo (El Ghazali 1993; Tellería 2000), por lo tanto no es posible diferenciarlos. Si bien existe registro de recolección intensiva de polen de *Senna* (sub *Cassia*), por diversas Meliponini en áreas tropicales del Amazonas (Kerr *et al.* 1986/87; Marques-Souza 1996; Marques-Souza *et al.* 1996), en el Chaco Seco, *Senna* es poco abundante; por ese motivo se asumió que el polen semejante a *Senna* y *Prosopis* provendría principalmente de este último.

A lo largo del año, sólo entre una y tres especies fueron importantes en cada nido, tanto para néctar como para polen (Figs 28 y 13), lo que indicaría un muy eficiente sistema de reclutamiento, que podría incluir el forrajeo grupal de obreras. La utilización de unos pocos recursos en la dieta de *M. orbignyi* podría explicarse también por un sofisticado sistema de comunicación entre las forrajeras, como se observó en otras especies de *Melipona*. Se conoce que algunas especies de *Melipona* comunican muy eficientemente su dirección, distancia y altura (Hrncir *et al.* 2000; Jarau *et al.* 2000, 2003), reduciendo enormemente la dispersión de las forrajeras (Ramalho *et al.* 1989, 2007). Este patrón de forrajeo también se adjudicó al hecho de que las colmenas de *Melipona* están integradas por un escaso número de individuos (<1.000), haciendo más probable la concentración del forrajeo sobre escasos recursos (Sommeijer *et al.* 1983).

En síntesis, en el Chaco Seco, a lo largo del año, *M. orbignyi* concentró su forrajeo de néctar y polen en *Prosopis*, *Schinopsis-Schinus*, *Ximenia americana*, *Solanum*, *Capparis retusa*, *Capparis speciosa* y *Acacia praecox-A. furcatispina-A. bonariensis*; mientras que hizo uso exclusivo de néctar en *Maytenus-Moya*, *Ziziphus mistol* y *Bulnesia sarmientoi* (Tabla 5; Fig. 12) y de polen en *Sideroxylon obtusifolium* (Tabla 6; Fig. 13).

El hecho de que en la mitad de las muestras (9) (Fig. 14) ambas reservas del mismo nido se hallaron en diferentes ramas del dendrograma, indicaría que algunas colmenas de *M. orbignyi* accedieron a diferentes recursos para la obtención de néctar y de polen, aunque sólo ocurrió en los nidos 5 y 11

en lo que respecta a su composición. El resto de los nidos presentaron diferencias entre ambas reservas sólo en la abundancia de unos mismos tipos polínicos (nidos 1, 4 y 6). Estas 9 muestras también se caracterizaron por formar agrupamientos entre nidos provenientes de diferentes estaciones, tanto de invierno, primavera y verano, posiblemente porque las especies de *Prosopis* (Fabaceae, Mimosoideae) que dominan la composición polínica de las mismas se hallan en floración durante esas estaciones (desde fines de invierno hasta el verano).

Recursos florales utilizados por *Geotrigona argentina* “alpamisqui”

En los nidos de la abeja “alpamisqui” (*Geotrigona argentina*) se identificó un total de 15 tipos polínicos en las mieles y 41 en las masas de polen. En general, los valores de diversidad de los recursos forrajeados por estas abejas fueron bajos comparados con las dos Meliponini analizadas previamente.

Los valores más elevados de diversidad de ambos recursos florales (néctar y polen) fueron detectados a fines de invierno e inicio de primavera (Fig. 29), cuando se inicia la floración del bosque chaqueño (Fig. 3). Por el contrario, los valores de diversidad de los nidos 2, 3 y 6 (de verano, invierno y primavera, respectivamente) fueron llamativamente bajos (cero y cercanos a cero). Es probable que características propias del comportamiento alimentario, como un sistema de reclutamiento altamente eficiente, hayan motivado la utilización de pocos recursos. Algunos de estos recursos (*Prosopis*, *Capparis retusa* y *Maytenus-Moya*) funcionaron tanto como plantas nectaríferas y poliníferas, mientras que sólo *Pisonia zapallo* como nectarífera (Tablas 7 y 8).

En *G. argentina*, los valores de equitabilidad (J') de las mieles y el polen fueron bajos durante todo el año (menores a 0,60), excepto en una miel de invierno (nido 3) (Fig. 29). Los valores de J' más bajos (entre 0 y 0,23) para los nidos 2, 3 y 6 indican una utilización focalizada en unos pocos recursos florales. Sólo en la miel analizada en invierno (nido 3) se halló un alto valor de J' (mayor a 0,60), mostrando una utilización de los recursos nectaríferos más

uniforme, principalmente de *Maytenus-Moya*, *Prosopis*, *Pisonia zapallo* y *Ziziphus mistol* (Tabla 7; Fig. 19).

G. argentina concentró su forrajeo por néctar y polen en *Capparis retusa*, *Prosopis*, *Capparis tweediana-speciosa* y *Castela coccinea*. Las fuentes importantes sólo de néctar fueron *Ziziphus mistol*, *Maytenus vitis-idaea-Moya spinosa* y *Pisonia zapallo* (Tabla 7), mientras que de polen fueron *Capparis speciosa* y *Achatocarpus praecox* (Tabla 8). Sin embargo, sólo entre una y tres especies fueron importantes, tanto por néctar como por polen, en cada nido (Figs 19 y 20), lo que indicaría un muy eficiente sistema de reclutamiento, que podría incluir un forrajeo grupal. Al respecto, otra especie de este género, *Geotrigona mombuca* (Smith), posee un sistema de comunicación muy sofisticado, que incluye la señalización del camino hacia las fuentes de alimento con marcas de aromas, similar a *Scaptotrigona postica* (Latreille), *Cephalotrigona capitata* (Smith) y *Trigona spinipes* (Fabricius) (Lindauer & Kerr 1960).

Características del forrajeo de las tres especies de Meliponini

El patrón de forrajeo observado para las tres especies del Chaco fue también observado en las demás abejas Meliponini de diversas regiones del mundo, ya que utilizaron un amplio espectro de recursos pero se concentraron en pocos (Cortopassi-Laurino 1982; Mouga 1984; Ramalho *et al.* 1985; Kleinert-Giovannini & Imperatriz-Fonseca 1987; Cortopassi-Laurino & Ramalho 1988; Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989; Ramalho *et al.* 1989; Ramalho 1990; Malagodi-Braga & Kleinert 2009; Vossler *et al.* 2010).

La ausencia de un patrón en el agrupamiento de las muestras de las tres especies (con excepción de las muestras del mismo nido y de diferentes ambientes de *T. fiebrigi*) (Figs 7, 14 y 21), podría deberse al comportamiento de forrajeo oportunista de las abejas Meliponini. Estas abejas recolectan intensivamente aquellos recursos que son más abundantes en las inmediaciones de sus nidos. Las diferencias locales en la oferta de floración sumado al comportamiento oportunista de estas abejas podría explicar que en una misma estación las colmenas almacenen recursos muy diferentes.

Los tipos polínicos altamente representados en la dieta de las tres especies correspondieron a más de tres familias poliníferas (9 en *T. fiebrigi*, 6 en *M. orbignyi* y 5 en *G. argentina*), equivalentes sólo al 11,25 %, 7,5 % y 6,25 %, respectivamente, del total de familias disponibles en el ambiente (aproximadamente 80 familias potencialmente melitófilas). Como el forrajeo de polen se concentró en menos del 25 % de las familias disponibles, estas abejas se incluyen en la categoría de *poliléticas* (*sensu* Cane & Sipes 2006). Esta categoría difiere de aquella establecida para las especies de esta tribu estudiadas en diversas regiones del mundo, principalmente en los trópicos, donde se las categorizó como *ampliamente poliléticas* (Cane & Sipes 2006). Posiblemente, el menor número de familias utilizadas en el Chaco Seco respecto a las regiones tropicales húmedas (donde se realizaron la gran mayoría de los estudios), se deba a diferencias en la diversidad de recursos florales en oferta, más que a diferencias en el comportamiento de forrajeo entre especies subtropicales y tropicales. Otro factor importante a tener en cuenta es la extrema abundancia de la familia Fabaceae en la vegetación chaqueña (principalmente de la subfamilia Mimosoideae), que podría estar interfiriendo en la interacción de estas abejas con las demás familias melitófilas.

Por otra parte, teniendo en cuenta tanto los datos sobre la floración a lo largo del año y la morfología de los granos de polen de la vegetación en el Chaco Seco, puede deducirse que la elevada presencia de uno o muy pocos tipos polínicos en cada nido podría explicarse por la constancia floral (i.e. la tendencia temporaria de forrajeras individuales a visitar flores de una misma especie (Cane & Sipes 2006)) de las Meliponini hacia especies con floraciones prolongadas. También podría suceder que la floración escalonada y parcialmente solapada de distintas especies representadas por un único tipo polínico haya reducido la información. Al respecto, durante la primavera florecen explosivamente *Prosopis alba*, *P. ruscifolia*, *P. vinalillo*, *P. nigra*, *P. elata* y *P. kuntzei*, y durante el verano *P. elata*, *P. kuntzei* y algunos individuos de *P. alba*. Una situación similar sucede con las Anacardiaceae presentes en el área de estudio, donde un mismo tipo polínico representa a cuatro especies: *Schinopsis balansae*, *Schinopsis lorentzii*, *Schinopsis heterophylla* y *Schinus fasciculatus* var. *arenicola*, que florecen desde el verano hasta el otoño. Así,

estos tipos polínicos podrían estar sobrerrepresentados en la dieta de las abejas debido a que se corresponden a varias especies de plantas, que a su vez son muy abundantes en la vegetación del Chaco Seco. Otro ejemplo lo constituyen las Celastraceae (*Maytenus vitis-idaea* y *Moya spinosa*) cuya floración se extiende desde el invierno y hacia fines de primavera. Si bien éstas son limitaciones usuales en los estudios palinológicos, el análisis de las reservas alimentarias de los nidos registró una cantidad mucho mayor de recursos florales que las observaciones de visitas en las flores de estas tres especies de abejas en el Chaco Seco (79 tipos polínicos vs. 19 especies de plantas) (Vossler 2012).

El agrupamiento de ambos tipos de reserva (miel y polen) en las tres abejas estudiadas muestra una composición polínica bastante similar (Figs 7, 14 y 21). Es decir, no existen diferencias muy marcadas entre los recursos utilizados para la obtención de néctar y de polen. Esto podría sugerir que en el bosque chaqueño existe un predominio de elementos melitófilos polen-nectaríferos sobre los recursos exclusivamente nectaríferos o poliníferos.

De acuerdo a la discusión previa, se puede decir que en la mayoría de los casos (excepto nidos primaverales y estivales de *T. fiebrigi*), las tres especies presentaron elevados valores de índices de diversidad asociados a bajos de equitabilidad, indicando la utilización de un elevado número de recursos florales y concentrándose en sólo pocos (en general menos que 3). De esta manera, se acepta la hipótesis planteada.

5.4. Hipótesis 4

En el bosque chaqueño, Tetragonisca, Melipona y Geotrigona utilizan diferentes recursos alimentarios, como se observó al estudiar la composición de la dieta de otros géneros de Meliponini en Brasil.

Predicción

Se espera que las fuentes de polen y néctar más importantes en la dieta difieran entre las tres especies estudiadas, es decir que se espera escasa superposición de nicho alimentario entre *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina*.

Las tres especies de abejas concentraron su actividad prácticamente en los mismos recursos; coincidieron en la explotación de *Capparis retusa* (Capparidaceae), *Maytenus vitis-idaea* - *Moya spinosa* (Celastraceae) y *Prosopis* sp. (Fabaceae, Mimosoideae) para obtener néctar y/o polen. Otros recursos fueron compartidos por pares de abejas. Así, *T. fiebrigi* y *M. orbignyi* compartieron además: *Schinopsis* sp. - *Schinus fasciculatus* (Anacardiaceae), *Sideroxylon obtusifolium* (Sapotaceae) y *Bulnesia sarmientoi* (Zygophyllaceae). Por su parte, *M. orbignyi* compartió con *G. argentina* a *Ziziphus mistol* (Rhamnaceae) y *Capparis speciosa* (Capparidaceae) (en tanto que *T. fiebrigi* y *G. argentina* sólo compartieron los recursos ya mencionados para las 3 abejas en común) (Fig. 30). En Brasil, Imperatriz-Fonseca *et al.* (1989) y Ramalho (1990) observaron que las familias compartidas por diversos géneros de Meliponini fueron Myrtaceae y Fabaceae (Mimosoideae).

En el Chaco Seco, además de las especies de plantas compartidas, es interesante destacar que algunas especies fueron intensivamente utilizadas por sólo una especie de abeja. Así, *Tetragonisca* hizo uso exclusivo de *Capparis tweediana* - *C. salicifolia* (Capparidaceae) y de Celtidaceae, mientras que *Melipona* de *Acacia* (Fabaceae, Mimosoideae), Olacaceae y Solanaceae; y *Geotrigona* de *Capparis tweediana* - *C. speciosa* (Capparidaceae), Achatocarpaceae, Nyctaginaceae y Simaroubaceae (Fig. 30). Cabe mencionar que en Brasil también se observó que, a pesar de ser generalistas, diversos géneros de Meliponini mostraron diferencias en la utilización de los recursos más importantes. Se observó que *Tetragonisca angustula* se asoció principalmente a Apiaceae y Euphorbiaceae, tres especies del género *Plebeia* a Balsaminaceae, *Trigona spinipes* a Liliaceae y Arecaceae, dos especies de *Melipona* a Solanaceae y Melastomataceae, y tres especies de *Scaptotrigona* a Myrtaceae (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989; Ramalho *et al.* 1989; Ramalho 1990). Al respecto, Ramalho *et al.* (1989) y Ramalho (1990) postularon que “la

preferencia” sería la causa de la asociación entre los diferentes géneros de Meliponini y ciertas familias de plantas.

Es importante resaltar que la detección de recursos exclusivos en la dieta de cada una de las Meliponini estudiadas, no implica necesariamente una preferencia floral por tales recursos, ya que es esperable hallar superposición en caso que se incremente el tamaño de las muestras de nidos. Sin embargo, el muestreo realizado permitió sugerir la posibilidad de preferencias florales.

Cabe destacar que los tipos polínicos más importantes en la dieta de las tres especies correspondieron a especies típicas de la región chaqueña y además fueron abundantes en el área de estudio. Se trata de plantas de hábito arbóreo o arbustivo (excepto las especies herbáceas de *Solanum*), probablemente ello se deba a que estas abejas centralizan su actividad en los estratos superiores y medios del bosque chaqueño. Al respecto, en el Bosque Atlántico de Brasil se observó que diversas especies de Meliponini concentran su forrajeo en diferentes estratos (Ramalho 2004). En el Chaco Seco la mayoría de las plantas más utilizadas presentaron flores pequeñas (< 1 cm) (*Prosopis*, *Schinopsis-Schinus*, *Maytenus-Moya*, *Castela coccinea*, *Pisonia zapallo*, *Ziziphus mistol*, *Acacia*, *Achatocarpus praecox* y algunas especies de *Solanum*) y otras de tamaño mediano a grande (> 1 cm) (muchas especies de *Solanum*, *Capparis retusa*, *Capparis speciosa*, *Capparis tweediana*, *Bulnesia sarmientoi* y *Ximenia americana*), la mayoría son de colores pálidos (verdosos, blancos o amarillentos) o raramente vivos (*Castela coccinea* y *Capparis tweediana*), de simetría radial, con acceso fácil al polen y al néctar, y muchas de ellas agrupadas en inflorescencias (Láms 4 y 5). Varios de los caracteres antes registrados también fueron mencionados para las plantas más utilizadas por las abejas Meliponini en Brasil (Ramalho 2004), por ejemplo la mayoría son árboles o arbustos leñosos y ofrecen sus flores en grandes cantidades en un cierto período de tiempo (floraciones en masa), y las flores tienen tamaño pequeño, de colores poco llamativos, de simetría radial y con acceso fácil al polen y al néctar. Al respecto, Wilms *et al.* (1977) y Ramalho (2004) sostuvieron que existe una fuerte evidencia de coevolución difusa entre abejas Meliponini y las plantas que presentan floración masiva y flores pequeñas agrupadas en

inflorescencias, y que esta interacción favoreció el aumento de esas especies de plantas en los trópicos.

La superposición del nicho alimentario entre las Meliponini podría relacionarse con su distribución geográfica. La mayor riqueza de Meliponini se encuentra en las regiones cercanas al ecuador, hasta 54 especies (Oliveira *et al.* 1995), y disminuye hacia los subtrópicos (Michener 2007). En el Chaco Seco, la existencia de una menor riqueza de plantas respecto a regiones tropicales (Turner 2004), incluyendo aquellas con flores “meliponíferas”, podría explicar los elevados valores de superposición de nicho alimentario entre las Meliponini estudiadas, en comparación con los bajos valores obtenidos para las especies tropicales (Wilms *et al.* 1996). Este hecho también podría explicar la menor riqueza de Meliponini en esta región (ca. siete especies).

Al margen del fuerte solapamiento de los recursos forrajeados por las tres Meliponini, cabe mencionar que estas abejas ignoraron otros elementos de la flora chaqueña. En el área de estudio abundan representantes melitófilos pertenecientes a las familias Malvaceae, Cactaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Loranthaceae, Bromeliaceae, Apocynaceae, Verbenaceae, Lamiaceae y Fabaceae (Papilionoideae), los cuales fueron escasamente forrajeados. En particular, Asteraceae y Fabaceae (Papilionoideae) fueron intensivamente utilizadas por abejas Meliponini en otras regiones (e.g. Ramalho 1990; Kajobe 2006). Es posible que varios factores estén influenciando la actividad de forrajeo de estas abejas sobre determinadas familias de plantas en el Chaco Seco. Al respecto, Ramalho (1990) sugirió que las Meliponini “prefieren” determinadas familias.

Sin embargo, existen numerosos factores que inciden en la relación entre estas abejas y las plantas. Entre estos factores cabrían mencionar: _diferencias en la abundancia local de los recursos florales y su distribución en ciertos estratos; _ la floración en períodos climáticos desfavorables (otoño e invierno); _la diversidad de tipos florales presentes (forma, coloración, agrupamiento, aromas, tipo de recompensa); _diferencias en la accesibilidad al polen y/o al néctar; _la diferente “calidad” de los recursos florales; _diversos atributos del comportamiento de forrajeo de las abejas Meliponini (constancia

floral, reclutamiento sobre los recursos más abundantes, monopolización de recursos florales por las abejas más agresivas, etc.); y _la interacción con otros polinizadores. Determinar cómo influye cada uno de estos factores requeriría de estudios más específicos, principalmente experimentales, que exceden a los objetivos del presente trabajo.

En síntesis, los resultados obtenidos respecto a la superposición de nicho alimentario entre las tres especies de abejas Meliponini estudiadas, permitieron rechazar la presente hipótesis, ya que utilizaron prácticamente los mismos recursos, también indicados por los altos valores de superposición de nicho.

CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES

En el Chaco Seco las floraciones se producen prácticamente durante todo el año, aunque la oferta se incrementa desde fines de invierno e inicios de la primavera hacia el verano, y en otoño declina. Al comenzar el invierno se registran algunas floraciones, aunque las condiciones climáticas todavía no son propicias para la actividad de las abejas. Las abejas Meliponini utilizaron una importante diversidad de plantas para obtener néctar y polen, ello se reflejó en la diversidad de tipos polínicos identificados en las fuentes alimentarias (miel y masas de polen). De las 220 especies, pertenecientes a 76 familias de plantas relevadas en el área de estudio, un total de 79 tipos polínicos de 40 familias estuvieron representadas en la dieta. Los principales resultados pueden sintetizarse del siguiente modo:

- ✓ Las tres Meliponini son abejas poliléticas, recolectaron néctar y polen de una gran diversidad de plantas pero se concentraron en unas pocas.
- ✓ El análisis de la colecta de polen puso en evidencia un comportamiento de forrajeo más eficiente en *Geotrigona argentina* y *Melipona orbignyi* respecto de *Tetragonisca fiebrigi*.
- ✓ Dos de ellas presentaron algunas particularidades en la colecta. *Melipona orbignyi* es la única que puede forrajear polen de anteras poricidas y *Geotrigona argentina* parece aprovechar intensivamente las floraciones que preceden a las épocas de inundación.
- ✓ Las tres Meliponini compartieron la mayoría de los recursos del bosque, y pocos fueron exclusivos para cada especie.
- ✓ La mayoría de las familias más forrajeadas proveyeron a las abejas tanto néctar como polen, ellas fueron: Achatocarpaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Bignoniaceae, Capparidaceae, Celastraceae, Celtidaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae (subfamilia Mimosoideae), Fabaceae?, Malpighiaceae, Nyctaginaceae, Olacaceae, Rhamnaceae, Sapotaceae, Simaroubaceae, Solanaceae y Zygophyllaceae.

✓ Los taxa más importantes en la dieta fueron elementos conspicuos del bosque chaqueño como los “quebrachos colorados” *Schinopsis lorentzii* y *S. balansae*, el “mistol” *Ziziphus mistol*, la “palma de monte” *Trithrinax schizophylla*, el “guaraniná” o “molle” *Sideroxylon obtusifolium*, los “algarrobos” *Prosopis alba* y *Prosopis nigra*, el “itín” *Prosopis kuntzei*, el “vinal” *Prosopis ruscifolia*, los “talas” *Celtis* spp., el “sacha membrillo” *Capparis tweediana*, “sacha sandia” *Capparis salicifolia*, “sacha poroto” *Capparis retusa*, “bola verde” *Capparis speciosa*, “sal de indio” *Maytenus vitis-idaea*, *Moya spinosa*, el “meloncillo” *Castela coccinea*, el “palo tinta” *Achatocarpus praecox*, el “palo santo” *Bulnesia sarmientoi*, entre otros. La mayoría de estas plantas también fueron utilizadas como sustrato para sus nidos (Vossler 2012).

✓ Las flores más utilizadas se disponen en agrupaciones masivas en los estratos arbóreos y arbustivos, tienen corolas pequeñas, de colores pálidos y con fácil acceso al polen y al néctar, tal como se observó en los bosques tropicales.

✓ Se observó cierta constancia en la colecta de polen de volumen pequeño o mediano y de escultura no equinada. Esto podría deberse a que la principal oferta de polen presente esas características, hipótesis que será considerada en futuros estudios.

✓ El valor nutricional del polen recolectado por las tres Meliponini presentó valores óptimos de contenido proteico; estos fueron cercanos o mayores al 20 % a excepción de *Capparis* (9,78 %) y algunos conjuntos polínicos. Si bien se desconocen los requerimientos nutricionales de las Meliponini estudiadas, se sabe que para *Apis mellifera* el 20 % de proteína cruda resulta óptimo para el desarrollo completo de las larvas (Roulston & Cane 2000).

En síntesis, el estudio del polen hallado en las reservas alimentarias de *Tetragonisca fiebrigi*, *Melipona orbignyi* y *Geotrigona argentina* en el Chaco Seco permitió: - identificar las plantas que utilizan estas abejas para obtener néctar y polen en las diferentes estaciones, - determinar el patrón morfológico de los tipos polínicos más utilizados, - conocer la intensidad del uso de los recursos en función de la oferta de floración regional para cada una de las abejas, - determinar la calidad nutricional del polen más forrajeado. Finalmente

a partir de toda esa información se realizaron inferencias sobre características del comportamiento de las Meliponini chaqueñas. Este estudio, puso también en evidencia la importancia de las Meliponini como agentes polinizadores del bosque chaqueño, incontables cantidades de granos de polen de las más diversas plantas son removidos y transportados por estas pequeñas abejas. En estos días el bosque chaqueño está siendo amenazado por el constante avance de la agricultura que involucra un continuo desmonte, es decir una pérdida de sustratos de nidificación y alimento para las Meliponini, sin contar el efecto cascada sobre otros organismos que forman parte del ecosistema, efecto que aun se desconoce. Ante la amenaza de desaparición del bosque sería necesario implementar programas adecuados para su protección, y esos programas deberían incluir un conocimiento de aquello que se desea proteger.

CAPÍTULO 7. BIBLIOGRAFÍA

Absy M.L., Kerr W.E. (1977). Algumas plantas visitadas para obtenção de pólen por operárias de *Melipona seminigra merrillae* em Manaus. *Acta Amazônica* 7, 309-315.

Absy M.L., Bezerra E.B., Kerr W.E. (1980). Plantas nectaríferas utilizadas por duas espécies de *Melipona* da Amazônia. *Acta Amazônica* 10, 271-281.

Absy M.L., Camargo J.M.F., Kerr W.E., Miranda I.P.A. (1984). Espécies de plantas visitadas por Meliponinae (hymenoptera, Apoidea), para coleta de pólen na região do médio Amazonas. *Revista Brasileira de Biologia* 44, 227-237.

Aguilar I., Fonseca A., Biesmeijer J.C. (2005). Recruitment and communication of food source location in three species of stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Apidologie* 36, 313-324.

Aizen M.A., Feinsinger P. (1994). Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75, 330–351.

Aizen M.A., Ashworth L., Galetto L. (2002). Reproductive success in fragmented habitats: do compatibility systems and pollination specialization matter? *Journal of Vegetation Science* 13, 885–892.

Aizen M.A., Garibaldi L.A., Dondo M. (2009). Expansión de la soja y diversidad de la agricultura argentina. *Ecología Austral* 19, 45-54.

Antonini Y., Costa R.G., Martins R.P. (2006). Floral preferences of a neotropical stingless bee, *Melipona quadrifasciata* Lepeletier (Apidae: Meliponina) in an urban forest fragment. *Brazilian Journal of Biology* 66, 463-471.

AOAC (Association of Official Analytical Chemists) (1980). *Official methods of analysis*. AOAC: Washington, DC.

- Araújo E.D., Costa M., Chaud-Netto J., Fowler H.G. (2004). Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): inference of flight range and possible ecological implications. *Brazilian Journal of Biology* 64, 563-568.
- Arenas P. (2003). *Etnografía y alimentación entre los toba-ñachilamoleek y wichí lhuku'tas del Chaco Central (Argentina)*. Buenos Aires.
- Baker H.G., Hurd P.D. (1968). Intrafloral ecology. *Annual Review of Entomology* 13, 385-414.
- Bascompte J., Jordano P., Melián C.J., Olesen J.M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 100, 9383–9387.
- Biesmeijer J.C., Van Marwijk B., Deursen K., Punt W., Sommeijer M.J. (1992). Pollen sources for *Apis mellifera* L. (Hym., Apidae) in Surinam, based on pollen grain volume estimates. *Apidologie* 23, 245-256.
- Buchmann S.L. (1983). Buzz pollination in angiosperms. In: Jones C.E., Little R.J. (Eds.), *Handbooks of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold: New York, pp. 73-114.
- Buchmann S.L., O'Rourke M.K. (1991). Importance of pollen grain volumes for calculating bee diets. *Grana* 30, 591-595.
- Cabrera A.L. (1971). Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14, 1-42.
- Cabrera A.L., Willink A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos: Washington, DC.
- Camargo J.M.F., Posey D.A. (1990). O conhecimento dos Kayapó sobre as abelhas sociais sem ferrão (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera): notas adicionais. *Boletim do Museo Paranaense Emílio Goeldi, série Zoologia* 6, 17-42.

- Camargo J.M.F., Roubik D.W. (1991). Systematics and bionomics of the apoid obligate necrophages: the *Trigona hypogea* group (Hymenoptera: Apidae; Meliponinae). *Biological Journal of the Linnean Society* 44, 13-39.
- Camargo J.M.F., Moure J.S. (1996). Meliponini neotropicais: o gênero *Geotrigona* Moure, 1943 (Apinae, Apidae, Hymenoptera) com especial referência à filogenia e biogeografia. *Arquivos de Zoologia* 33, 95-161.
- Camargo J.M.F., Pedro S.R.M. (2007a). Notas sobre a bionomia de *Trichotrigona extranea* Camargo & Moure (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). *Revista Brasileira de Entomologia* 51, 72-81.
- Camargo J.M.F., Pedro S.R.M. (2007b). Meliponini Lepeletier, 1836. In: Moure J.S., Urban D., Melo G.A.R. (Eds.), *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region*. Sociedade Brasileira de Entomologia: Curitiba, pp. 272-578.
- Cane J.H., Sipes S. (2006). Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: Waser N.M., Ollerton J. (Eds.), *Plant-pollinator interactions from specialization to generalization*. University of Chicago Press: Chicago, pp. 99-122.
- Carvalho C.A.L., Marchini L.C. (1999). Tipos polínicos coletados por *Nannotrigona testaceicornis* e *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Scientia Agricola* 56, 717-722.
- Carvalho C.A.L., Marchini L.C., Ros P.B. (1999). Fontes de pólen utilizadas por *Apis mellifera* L. e algumas espécies de Trigonini (Apidae) em Piracicaba (SP). *Bragantia* 58, 49-56.
- Carvalho C.A.L., Moreti A.C., Marchini L.C., Alves R.M., Oliveira P.C.F. (2001). Pollen spectrum of honey of "uruçu" bee (*Melipona scutellaris* Latreille, 1811). *Revista Brasileira de Biologia* 61, 63-67.
- Castañeda-Vildózola A., Equihua-Martínez A., Valdés-Carrasco J., Barrientos-Priego A.F., Ish-Am G., Gazit S. (1999). Insectos polinizadores del aguacatero

en los estados de México y Michoacán. *Revista Chapingo, Serie Horticultura* 5, 129-136.

Chacoff N.P. (2006). *Los ecosistemas naturales como fuente de polinizadores para Citrus paradisi en el Piedemonte de las Yungas*. Tesis: Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán.

Chacoff N.P., Aizen M.A. (2006). Edge effects on flower-visiting insects in grapefruit plantations bordering premontane subtropical forest. *Journal of Applied Ecology* 43, 18-27.

Chaloner W.G. (1986). Electrostatic forces in insect pollination and their significance in exine ornament. In: Blackmore S., Ferguson I.K. (Eds), *Pollen and Spores. Form and Function*. Linnean Society Symposium Series 12. Academia Press: pp. 103-108.

Cortopassi-Laurino M. (1982). *Divisão de recursos tróficos entre abelhas sociais, principalmente em Apis mellifera Linneus e Trigona (Trigona) spinipes Fabricius (Apidae, Hymenoptera)*. Thesis: Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, pp. 180.

Cortopassi-Laurino M., Ramalho M. (1988). Pollen harvest by Africanized *Apis mellifera* and *Trigona spinipes* in São Paulo - botanical and ecological views. *Apidologie* 19, 1-24.

Cortopassi-Laurino M., Gelli D.S. (1991). Analyse pollinique, propriétés physico-chimiques et action antibactérienne des miels d'abeilles africanisées *Apis mellifera* et de Méliponinés du Brésil. *Apidologie* 22, 61-73.

Cortopassi-Laurino M., Nogueira-Neto P. (2003). Notas sobre a bionomia de *Tetragonisca weyrauchi* Schwarz, 1943 (Apidae, Meliponini). *Acta Amazônica* 33, 643-650.

- Cortopassi-Laurino M., Imperatriz-Fonseca V.L., Roubik D.W., Dollin A., Heard T., Aguilar I., Venturieri G.C., Eardley C., Nogueira-Neto P. (2006). Global meliponiculture: challenges and opportunities. *Apidologie* 37, 275-292.
- Crane P.R., Friis E.M., Pedersen K.R. (1995). The origin and early diversification of angiosperms. *Nature* 374, 27-33.
- Cruz D.O., Freitas B.M., Silva L.A., Sarmento da Silva E.M., Bomfim I.G.A. (2005). Pollination efficiency of the stingless bee *Melipona subnitida* on greenhouse sweet pepper. *Pesquisas Agropecuarias Brasileiras*, Brasília 40, 1197-1201.
- Danforth B.N., Sipes S., Fang J., Brady S.G. (2006). The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. *PNAS* 103, 15118-15123.
- Eltz T., Brühl C.A., van der Kaars S., Chey V.K., Linsenmair K.E. (2001a). Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. *Insectes Sociaux* 48, 273-279.
- Eltz T., Brühl C.A., van der Kaars S., Linsenmair K.E. (2001b). Assessing stingless bee pollen diet by analysis of garbage pellets: a new method. *Apidologie* 32, 341-353.
- Engel M.S., Dingemans-Bakels F. (1980). Nectar and pollen resources for stingless bees (Meliponinae, Hymenoptera) in Surinam (South America). *Apidologie* 11, 341-350.
- Erdtman G. (1952). *Pollen Morphology and Plant Taxonomy. Angiosperms*. Almqvist and Wiksell: Stockholm.
- Erdtman G. (1960). The acetolysis method, a revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54, 561-564.
- Erdtman G. (1969). *Handbook of palynology. An introduction to the study of pollen grains and spores*. Copenhagen.

- Fidalgo A.O., Kleinert A.M.P. (2007). Foraging behavior of *Melipona rufiventris* Lepeletier (Apinae, Meliponini) in Ubatuba/SP, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 67, 137-144.
- Flores F.F., Sánchez A.C. (2010). Primeros resultados de la caracterización botánica de mieles producidas por *Tetragonisca angustula* (Apidae, Meliponinae) en Los Naranjos, Salta, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 45, 81-91.
- Friis E.M., Pedersen K.R., Crane P.R. (1999). Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86, 259-296.
- Galetto L., Aguilar R., Musicante M., Astegiano J., Ferreras A., Jausoro M., Torres C., Ashworth L., Eynard C. (2007). Fragmentación de hábitat, riqueza de polinizadores, polinización y reproducción de plantas nativas en el Bosque Chaqueño de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral* 17, 67-80.
- Gotelli N.J. Entsminger G.L. (2001). EcoSim: Null models software for ecology, Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. <http://homepages.together.net/~gentsmin/ecosim.htm>
- Guibu L.S., Ramalho M., Kleinert-Giovannini A., Imperatriz-Fonseca V.L. (1988). Exploração dos recursos florais por colônias de *Melipona quadrifasciata* (Apidae, Meliponina). *Revista Brasileira de Biologia* 48, 299-305.
- Heard T.A. (1999). The role of stingless bees in crop pollination. *Annual Review of Entomology* 44, 183-206.
- Hesse M., Zetter R., Halbritter H., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. (2009). *Pollen Terminology An illustrated Handbook*. Springer-Verlag: Wien, Austria.
- Houston T.F. (1989). *Leioproctus* bees associated with Western Australian smoke bushes (*Conospermum* spp.) and their adaptations for foraging and

- concealment (Hymenoptera: Colletidae: Paracolletini). Records of the Western Australian Museum 14, 275-292.
- Hrncir M., Jarau S., Zucchi R., Barth F.G. (2000). Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *Melipona quadrifasciata*. II. Possible mechanisms of communication. Apidologie 31, 93-113.
- Hutcheson K. (1970). A test for comparing diversities based on the Shannon formula. Journal of Theoretical Biology 29, 151-154.
- Imperatriz-Fonseca V.L., Kleinert-Giovannini A., Cortopassi-Laurino M., Ramalho M. (1984). Hábitos de coleta de *Tetragonisca angustula angustula* Latreille (Apidae, Meliponinae). Boletim de Zoologia da Universidade de São Paulo 8, 115-131.
- Imperatriz-Fonseca V.L., Kleinert-Giovannini A., Ramalho M. (1989). Pollen harvest by eusocial bees in a non-natural community in Brazil. Journal of Tropical Ecology 5, 239-242.
- Iwama S., Melhem T.S. (1979). The pollen spectrum of the honey of *Tetragonisca angustula angustula* Latreille (Apidae, Meliponinae). Apidologie 10, 275-295.
- Jacobi C.M., Laboissière del Sarto M.C. (2007) Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grasslands, Brazil. Acta Botanica Brasilica 2, 325-333.
- Jarau S., Hrncir M., Zucchi R., Barth F.G. (2000). Recruitment behavior in stingless bees, *Melipona scutellaris* and *Melipona quadrifasciata*. I. Foraging at food sources differing in direction and distance. Apidologie 31, 81-91.
- Jarau S., Hrncir M., Schmidt V.M., Zucchi R., Barth F.G. (2003). Effectiveness of recruitment behavior in stingless bees (Apidae, Meliponini). Insectes Sociaux 50, 365-374.
- Jones G.D., Bryant V.M. Jr. (1996). New frontiers in Palynology. In: Jansonius J., McGregor D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 933-938.

- Jones G.D., Jones S.D. (2001). The uses of pollen and its implication for entomology. *Neotropical Entomology* 30, 341-350.
- Kajobe R. (2006). Pollen foraging by *Apis mellifera* and stingless bees *Meliponula bocandei* and *Meliponula nebulata* in Bwindi Impenetrable National Park, Uganda. *African Journal of Ecology* 45, 265-274.
- Kajobe R. (2007). Botanical sources and sugar concentration of the nectar collected by two stingless bee species in a tropical African rain forest. *Apidologie* 38, 110-121.
- Kerr W.E., Absy M.L., Marques-Souza A.C. (1986/87). Espécies nectaríferas e poliníferas utilizadas pela abelha *Melipona compressipes fasciculata* (Meliponinae, Apidae), no Maranhão. *Acta Amazônica* 16/17, 145-156.
- Kleinert-Giovannini A., Imperatriz-Fonseca V.L. (1987). Aspects of the trophic niche of *Melipona marginata marginata* Lepeletier (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 18, 69-100.
- Kujawska M., Zamudio F., Hilgert N.I. (2012). Honey-based mixtures used in home medicine by nonindigenous population of Misiones, Argentina. Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine. Article ID: 579350, doi:10.1155/2012/579350.
- La Salle J., Gauld I.D. (1997). Hymenoptera: Their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. In: La Salle J., Gauld I.D. (Eds.), *Hymenoptera and Biodiversity*. CAB International, pp. 1-27.
- Lalama K. (2001) Pollination effectiveness and efficiency of the stingless bee *Plebeia* sp. and the honeybee *Apis mellifera* on strawberry *Fragaria x ananassa* in a greenhouse. M.Sc. Thesis: Utrecht University, The Netherlands.
- Laroça S. (1970). Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Revista Floresta* 2, 69-74.

- Lindauer M., Kerr W.E. (1960). Communication between the workers of stingless bees. *Bee World* 41, 29-41.
- Maeta Y., Tezuka T., Nadano H., Suzuki K. (1992). Utilization of the Brazilian stingless bee *Nannotrigona testaceicornis* as a pollinator of strawberries. *Honey bee Science* 13 (2), 71-78.
- Malagodi-Braga K.S., Kleinert A.M.P. (2004). Could *Tetragonisca angustula* Latreille (Apinae, Meliponini) be effective as strawberry pollinator in greenhouse? *Australian Journal of Agricultural Research* 55 (7), 771-773.
- Malagodi-Braga K.S., Kleinert A.M.P. (2009). Comparative analysis of two sampling techniques for pollen gathered by *Nannotrigona testaceicornis* Lepeletier (Apidae, Meliponini). *Genetics and Molecular Research* 8, 596-606.
- Marques-Souza A.C. (1996). Fontes de pólen exploradas por *Melipona compressipes manaosensis* (Apidae: Meliponinae), abelha da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 26, 77-86.
- Marques-Souza A.C. (2010). Ocorrência do pólen de *Podocarpus* sp. (Podocarpaceae) nas coletas de *Frieseomelitta varia* Lepeletier 1836 (Apidae: Meliponinae) em uma área de Manaus, AM, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24, 558-566.
- Marques-Souza A.C., Absy M.L., Kerr W.E., Aguilera Peralta F.J. (1995). Pólen coletado por duas espécies de Meliponíneos (Hymenoptera: Apidae) da Amazônia. *Revista Brasileira de Biologia* 55, 855-864.
- Marques-Souza A.C., Oliveira Moura C., Nelson B.W. (1996). Pollen collected by *Trigona williana* (Hymenoptera: Apidae) in Central Amazonia. *Revista de Biología Tropical* 44, 567-573.
- Marques-Souza A.C., Miranda I.P.A., Moura C.O., Rabelo A., Barbosa E.M. (2002). Características morfológicas e bioquímicas do pólen coletado por cinco espécies de meliponíneos da Amazônia Central. *Acta Amazônica* 32, 217-229.

- Marques-Souza A.C., Absy M.L., Kerr W.E. (2007). Pollen harvest features of the Central Amazonian bee *Scaptotrigona fulvicutis* Moure 1964 (Apidae: Meliponinae), in Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 21, 11-20.
- Martínez-Hernández E., Cuadriello-Aguilar J.I., Ramírez-Arriaga E., Medina-Camacho M., Sosa-Nájera M.S., Melchor-Sánchez J.E. (1994). Foraging of *Nannotrigona testaceicornis*, *Trigona (Tetragonisca) angustula*, *Scaptotrigona mexicana* and *Plebeia* sp. in the Tacaná region, Chiapas, Mexico. *Grana* 33, 205-217.
- Maurizzio A., Louveaux J. (1967). Les méthodes et la terminologie en Méliissopalynologie. *Review of palaeobotany and Palynology* 3, 291-295.
- Medrano M.C., Rosso C.N. (2010a). La miel hecha cenizas. Aprovechamiento de la miel en grupos indígenas guaycurúes a partir de la evidencia de fuentes jesuíticas. *Suplemento Antropológico, Asunción* 45, 393-422.
- Medrano M.C., Rosso C.N. (2010b). Otra civilización de la miel: Utilización de miel en grupos indígenas guaycurúes durante el período colonial a partir de la evidencia de fuentes jesuíticas en el Chaco argentino. *Espaço Ameríndio, Porto Alegre* 4, 147-171.
- Meeuwsen F.J.A.J. (2000). Stingless bees for pollination purposes in greenhouses. In: Sommeijer M.J., Ruijter A. de (Eds.), *Insect Pollination in Greenhouses*. Proc. specialists' meeting held in Soesterberg: The Netherlands, pp. 143-147.
- Michener C.D. (1979). Biogeography of the bees. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 66, 277-347.
- Michener C.D. (1990). Classification of the Apidae (Hymenoptera). *The University of Kansas Science Bulletin* 54, 75-164.
- Michener C.D. (1999). The corbiculae of bees. *Apidologie* 30, 67-74.
- Michener C.D. (2007). *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press: Baltimore.

- Monteiro D., Ramalho M. (2010). Abelhas generalistas (Meliponina) e o sucesso reprodutivo de *Stryphnodendron pulcherrimum* (Fabales: Mimosaceae) com florada em massa na Mata Atlântica, BA. Neotropical Entomology 39, 519-526.
- Monteiro Pierrot L., Schlindwein C. (2003). Variation in daily flight activity and foraging patterns in colonies of urucu - *Melipona scutellaris* Latreille (Apidae, Meliponini). Revista Brasileira de Zoologia 20, 565-571.
- Morello J. (1967). Bases para el estudio fitoecológico de los grandes espacios (el Chaco argentino). Ciencia e Investigación 23, 252-267.
- Morello J., Adámoli J. (1968). Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Primera parte: Objetivos y metodología. INTA: Buenos Aires.
- Mouga D.M.D.S. (1984). *Atividade de coleta de Paratrigona subnuda (Moure) (Apidae, Meliponinae)*. Thesis: Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. São Paulo, Brazil.
- Müller A., Diener S., Schnyder S., Stutz K., Sedivy C., Dorn S. (2006). Quantitative pollen requirements of solitary bees: Implications for bee conservation and the evolution of bee-flower relationships. Biological Conservation 130, 604-615.
- Nagamitsu T., Momose K., Inoue T., Roubik D.W. (1999). Preference in flower visits and partitioning in pollen diets of stingless bees in an Asian tropical rain forest. Researches on Population Ecology 41, 195-202.
- Nagamitsu T., Inoue T. (2002). Foraging activity and pollen diets of subterranean stingless bee colonies in response to general flowering in Sarawak, Malaysia. Apidologie 33, 303-314.
- Neves E.L., Taki H., Silva F.O., Viana B.F., Kevan P.G. (2006). Flower characteristics and visitors of *Merremia macrocalyx* (Convolvulaceae) in the Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. Lundiana 2, 97-102.
- Nogueira-Ferreira F.H., Augusto S.C. (2007). Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eusociais em uma área de Cerrado. Biosciencia Journal, Uberlândia 23, 45-51.

- Nogueira-Neto P., Sakagami S.F. (1966). Nest structure of a subterranean stingless bee *Geotrigona mombuca* Smith (Meliponinae, Apidae, Hymenoptera). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 38, 187-194.
- Nogueira-Neto P. (1997). *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Edição Nogueirapis: São Paulo, 445 p.
- Noll F.B. (1997). Foraging behavior on carcasses in the necrophagic bee *Trigona hypogea* (Hymenoptera: Apidae). *Journal of Insect Behavior* 10, 463-467.
- Oliveira F.P.M., Absy M.L., Miranda I.S. (2009). Recurso polínico coletado por abelhas sem ferrão (Apidae, Meliponinae) em um fragmento de floresta na região de Manaus - Amazonas. *Acta Amazônica* 39, 505-518.
- Oliveira M.L., Morato E.F., Garcia M.V.B. (1995). Diversidade de espécies e densidade de ninhos de abelhas sociais sem ferrão (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) em floresta de terra firme na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia* 12, 13-24.
- O'Rourke M.K., Buchmann S.L. (1991). Standardized analytical techniques for bee-collected pollen. *Environmental Entomology* 20, 507-513.
- Pedro S.R.M., Camargo J.M.F. (1991). Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L and the native bee community (Hymenoptera: Apoidea) in a natural "cerrado" ecosystem in southeast Brazil. *Apidologie* 22, 397-415.
- Pendleton M.W., Bryant V.M., Pendleton B.B. (1996). Entomopalynology. In: Jansonius J., Mc Gregor D.C. (Eds.), *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, pp. 939-943.
- Pennington R.T., Prado D.E., Pendry C.A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261-273.

- Pick R.A., Blochtein B. (2002). Atividades de coleta e origem floral do pólen armazenado em colônias de *Plebeia saiqui* (Holmberg) (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) no sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 289-300.
- Pielou E.C. (1977). *Mathematical ecology*. John Wiley and Sons: New York.
- Prado D.E. (1993). What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea* 48, 145-172.
- Prado D.E. (2000). Seasonally dry forests of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57, 437-461.
- Punt W., Hoen P.P., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. (2007). Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143, 1-81.
- Ramalho M. (1990). Foraging by stingless bees of the genus *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). *Journal of Apicultural Research* 29, 61-67.
- Ramalho M. (2004). Stingless bees and mass flowering trees in the canopy of Atlantic Forest: a tight relationship. *Acta Botanica Brasilica* 18, 37-47.
- Ramalho M., Imperatriz-Fonseca V.L., Kleinert-Giovannini A., Cortopassi-Laurino M. (1985). Exploitation of floral resources by *Plebeia remota* Holmberg (Apidae, Meliponinae). *Apidologie* 16, 307-330.
- Ramalho M., Kleinert-Giovannini A., Imperatriz-Fonseca V.L. (1989). Utilization of floral resources by species of *Melipona* (Apidae, Meliponinae): Floral preferences. *Apidologie* 20, 185-195.
- Ramalho M., Kleinert-Giovannini A., Imperatriz-Fonseca V.L. (1990). Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigona*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie* 21, 469-488.

- Ramalho M., Imperatriz-Fonseca V.L., Giannini T.C. (1998). Within-colony size variation of foragers and pollen load capacity in the stingless bee *Melipona quadrifasciata anthidioides* Lepeletier (Apidae, Hymenoptera). *Apidologie* 29, 221-228.
- Ramalho M., Silva M.D., Carvalho C.A.L. (2007). Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. *Neotropical Entomology* 36, 38-45.
- Rasmussen C., Camargo J.M.F. (2008). A molecular phylogeny and the evolution of nest architecture and behavior in *Trigona* s.s. (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Apidologie* 39, 1-10.
- Rech A.R., Absy M.L. (2011a). Pollen sources used by species of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) along the Rio Negro channel in Amazonas, Brazil. *Grana* 50, 150-161.
- Rech A.R., Absy M.L. (2011b). Pollen storages in nests of bees of the genera *Partamona*, *Scaura* and *Trigona* (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 55, 361-372.
- Robertson C.H. (1925). Heterotropic bees. *Ecology* 6, 412-436.
- Robertson C.H. (1926). Revised list of oligolectic bees. *Ecology* 7, 378-380.
- Roig-Alsina A. (2010). Notas sistemáticas sobre abejas Meliponini del Chaco (Hymenoptera, Apidae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 2 (1), 99-106.
- Roig-Alsina A., Vossler F.G., Gennari G.P. (in press). Stingless bees in Argentina. In: Vit P., Pedro S.R.M. & Roubik D.W. (Eds.), *Pot honey: A legacy of stingless bees*. Springer: New York.
- Roubik D.W. (1982). Obligate necrophagy in a social bee. *Science* 217, 1059-1060.

- Roubik D.W. (1983). Nest and colony characteristics of stingless bees from Panamá (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 56, 327-355.
- Roubik D.W. (1989). *Ecology and natural history of tropical bees*. Cambridge University Press: New York.
- Roubik D.W. (2006). Stingless bee nesting biology. *Apidologie* 37, 124-143.
- Roubik, D.W., Aluja M. (1983). Flight ranges of *Melipona* and *Trigona* in tropical forest. *Journal of the Kansas Entomological Society* 56, 217-222.
- Roubik D.W., Moreno J.E., Vergara C., Wittmann D. (1986). Sporadic food competition with the African honey bee: projected impact on neotropical social bees. *Journal of Tropical Ecology* 2, 97-111.
- Roubik D.W., Yanega D., Aluja M., Buchmann S.L., Inouye D.W. (1995). On optimal nectar foraging by some tropical bees (Hymenoptera: Apidae). *Apidologie* 26, 197-211.
- Roubik D.W., Moreno Patiño J.E. (2009). *Trigona corvina*: an ecological study based on unusual nest structure and pollen analysis. *Psyche*. Article ID: 268756, doi:10.1155/2009/268756.
- Roulston T.H., Cane J.H. (2000). Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222, 187-209.
- Roulston T.H., Cane J.H., Buchmann S.L. (2000). What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny? *Ecological Monographs* 70, 617-643.
- Sakagami S.F., Laroca S. (1953). Additional observations on the habits of the cleptobiotic stingless bees, the genus *Lestrimelitta* Friese (Hymenoptera, Apoidea). *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University, Series VI, Zoology* 15, 319-339.

- Schlindwein C., Pick R.A., Martins C.F. (2009). Evaluation of oligolecty in the Brazilian bee *Ptilothrix plumata* (Hymenoptera, Apidae, Emphorini). *Apidologie* 40, 106-116.
- Schwarz H.F. (1948). Stingless bees (Meliponidae) of the Western Hemisphere. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 90, 1-546.
- Silveira da F.A. (1991). Influence of pollen grain volume on the estimation of the relative importance of its source to bees. *Apidologie* 22, 495-502.
- Simioni L.C., D'Apolito-Júnior C., Rech A.R., Balestieri J.B.P., Manente-Balestieri F.C.L. (2007). Espécies de plantas visitadas por *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Meliponinae), em Corumbá, Mato Grosso do Sul. In: *Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil*, Caxambu, MG.
- Sipes S.D., Tepedino V.J. (2005). Pollen-host specificity and evolutionary patterns of host switching in a clade of specialist bees (Apoidea: *Diadasia*). *Biological Journal of the Linnean Society* 86, 487-505.
- Skvarla J.J., Nowicke J.W. (1982). Pollen fine structure and relationships of *Achatocarpus* Triana and *Phaulothamnus* A. Gray. *Taxon* 31, 244-249.
- Sommeijer M.J., Rooy de G.A., Punt W., Bruijn de L.L.M. (1983). A comparative study of foraging behavior and pollen resources of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honeybees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. *Apidologie* 14, 205-224.
- Sosa-Nájera M.S., Martínez-Hernández E., Lozano-García M.S., Cuadriello-Aguilar J.I. (1994). Nectaropolliniferous sources used by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* in Chiapas, southern México. *Grana* 33, 225-230.
- Stearman A.M., Stierlin E., Sigman M.E., Roubik D.W., Dorrien D. (2008). Stradivarius in the jungle: traditional knowledge and the use of "black beeswax" among the Yuquí of the Bolivian Amazon. *Human Ecology* 36, 149-159.
- Tamame M.A. (2011). *Estudio de la composición, disponibilidad y calidad de los recursos apícolas del noroeste de La Pampa, provincia fitogeográfica del Monte*

(*República Argentina*). Tesis: Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, pp. 172.

Tellería M.C. (1999). Polen recolectado por *Xylocopa augusti* (Hymenoptera, Apidae) en el noroeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Darwiniana* 37 (3-4), 253-258.

Tellería M.C. (2000). Contribución a la identificación del polen de las mieles pampeanas (República Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 35, 125-136.

Tellería M.C. (2003). Pollen harvest by solitary bees (*Ptilothrix relata*, Hym. Apidae, Emphorini) in the Argentine pampas - preliminary results. *Grana* 42, 244-248.

Thorp R.W. (2000). The collection of pollen by bees. *Plant Systematics and Evolution* 222, 211-223.

Torres C. (2000). Pollen size evolution: correlation between pollen volume and pistil length in Asteraceae. *Sexual Plant Reproduction* 12, 365-370.

Torres C., Galetto L. (2002). Are nectar-sugar composition and corolla-tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? *Plant Biology* 4, 360-366-

Turner I.M. (2004). *The ecology of trees in the tropical rain forest*. Cambridge University Press: Cambridge.

Vaissière B.E., Vinson M.S.B. (1994). Pollen morphology and its effect on pollen collection by honeybees, *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), with special reference to upland cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). *Grana* 33, 128-138.

Vellard J. (1939). *Une civilisation du miel; les indiens guayakis du Paraguay*. Gallimard: París.

- Vergeron P. (1964). Interprétation statistique des résultats en matière d'analyse pollinique des miels. *Annales de l'Abeille* 7, 349-364.
- Vossler F.G. (2012). Flower visits, nesting and nest defence behaviour of stingless bees (Apidae: Meliponini): suitability of the bee species for Meliponiculture in the Argentinean Chaco region. *Apidologie* 43, 139-161.
- Vossler F.G., Tellería M.C., Cunningham M. (2010). Floral resources foraged by *Geotrigona argentina* (Apidae, Meliponini) in the Argentine Dry Chaco forest. *Grana* 49, 142-153.
- Westerkamp, C. (1996). Pollen in bee-flower relations. *Botanica Acta* 109, 325-332.
- Wille A. (1963). Behavioral adaptations of bees for pollen collecting from *Cassia* flowers. *Revista de Biología Tropical* 11, 205-210.
- Wille A., Michener C.D. (1973). The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae). *Revista de Biología Tropical* 21, 1-128.
- Wilms W., Imperatriz Fonseca V.L., Engels W. (1996). Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31, 137-151.
- Wilms W., Wiechers B. (1997). Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and the introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. *Apidologie* 28, 339-355.
- Wilms W., Ramalho M., Wendel L. (1997). Stingless bees and africanized honey bees in the Mata Atlântica rainforest of Brazil. In: XXXth International Apicultural Congress of Apimondia. Antuérpia, pp. 167-170.
- Wodehouse R.P. (1935). *Pollen grains*. Mc. Graw-Hill: New York and London.

- Zak M.R., Cabido M., Hodgson J.G. (2004). Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biological Conservation* 120, 589-598.
- Zamudio F., Hilgert N.I. (2011). Mieles y plantas en la medicina criolla del norte de Misiones, Argentina. *Bonplandia* 20, 165-184.
- Zamudio F., Hilgert N.I. (2012a). Descriptive attributes used in the characterization of stingless bees (Apidae: Meliponini) in rural populations of the Atlantic forest (Misiones-Argentina). *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 8, 1-10.
- Zamudio F., Hilgert N.I. (2012b). ¿Cómo los conocimientos locales aportan información sobre la riqueza de especies de abejas sin aguijón (Apidae: Meliponini) del norte de Misiones, Argentina? *Interciencia* 37, 36-43.
- Zuloaga F.O., Morrone O., Belgrano M.J. (2008a). *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Volumen 1: Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. v + xxi, 1-983.
- Zuloaga F.O., Morrone O., Belgrano M.J. (2008b). *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Volumen 2. Dicotyledoneae: Acanthaceae - Fabaceae (Abarema - Schizolobium)*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. v + xx, 985-2286.
- Zuloaga F.O., Morrone O., Belgrano M.J. (2008c). *Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Argentina, Sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay). Volumen 3. Dicotyledoneae: Fabaceae (Senna - Zygia) – Zygophyllaceae*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden. v + xxi, 2287-3348.

APÉNDICE:

Apéndice I. Período de floración de las plantas potencialmente melitófilas halladas en el área de estudio, ordenadas alfabéticamente por familia. Los datos fueron registrados cubriendo las cuatro estaciones durante los años 2003 y 2011. Referencias: **H** = hierbas y sufrútices; **AU** = arbustos leñosos o herbáceos; **AO** = árboles; **VOL** = volubles o apoyantes; **EPIF** = epífitas (incluye parásitas de ramas); **+** = flores asociadas a Meliponini o “meliponíferas” (tamaño pequeño, colores pálidos, simetría radial, con acceso fácil al polen y al néctar, y agrupadas en inflorescencias); **XX** indica presencia en las mieles (**M**) o masas polínicas (**P**) en $> 10\%$; **X** indica su presencia $\leq 10\%$. La gran mayoría de las especies fueron identificadas y sus nombres científicos fueron actualizados de acuerdo con el Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.* 2008a,b,c). Cuando no se pudo identificar la especie, se colocó el nombre genérico seguido por **sp.** (**sp.** incluye una especie, mientras que **spp.** incluye a más de una especie).

Apéndice II. Valores de Chi cuadrado calculado por nido con $\alpha = 0,05$, y valor de probabilidad. Referencias: **V** = aceptación de la H_0 ; **X** = rechazo de la H_0 .

Apéndice III. Eigen-valores y su porcentaje (% varianza) para los primeros 15 Componentes Principales, provenientes de matrices en Modo Q y en Modo R de *T. fiebrigi*.

Apéndice IV. Contribución de cada familia de plantas presentes en las muestras de *T. fiebrigi* a cada uno de los primeros tres Componentes Principales. En rojo se muestran las contribuciones mayores (ver Figs 10 y 11).

Apéndice V. Eigen-valores y su porcentaje (% varianza) para los primeros 15 Componentes Principales, provenientes de matrices en Modo Q y en Modo R de *M. orbigny*.

Apéndice VI. Contribución de cada familia de plantas presentes en las muestras de *M. orbigny* a cada uno de los primeros tres Componentes Principales. En rojo se muestran las contribuciones mayores (ver Figs 17 y 18).

Apéndice VII. Eigen-valores y su porcentaje (% varianza) para los primeros 15 Componentes Principales, provenientes de matrices en Modo Q y en Modo R de *G. argentina*.

Apéndice VIII. Contribución de cada familia de plantas presentes en las muestras de *G. argentina* a cada uno de los primeros tres Componentes Principales. En rojo se muestran las contribuciones mayores (ver Figs 24 y 25).

Familia	Taxa	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Hábito	Flor "meliponífera"	M	P
Acanthaceae	<i>Ruellia</i> spp.													H	-		
	Acanthaceae (excepto <i>Ruellia</i>)													H	-	X	X
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus praecox</i> Griseb.													AU-AO	+	X	XX
Aizoaceae	<i>Sesuvium portulacastrum</i> (L.) L.													H	+		
Alismataceae	<i>Echinodorus</i> sp.													H	-		
	<i>Sagittaria montevidensis</i> Cham. & Schltld.													H	-		X
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> spp.													H	-		
	<i>Gomphrena-Alternanthera</i> spp.													H	+	X	X
Amaryllidaceae	Amaryllidaceae sp.													H	-		
Anacardiaceae	<i>Schinopsis balansae</i> Engl.													AO	+	XX	XX
	<i>Schinopsis lorentzii</i> (Griseb.) Engl.													AO	+	XX	XX
	<i>Schinus fasciculatus</i> (Griseb.) I.M. Johnst. var. <i>arenicola</i>													AU	+	XX	XX
	(Hauman) F.A. Barkley																
Apiaceae	<i>Eryngium</i> spp.													H	+		
	Apiaceae spp. (excepto <i>Eryngium</i>)													H	+		
Apocynaceae, Apocynoideae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltld.													AO	+	X	
	<i>Rauvolfia</i> sp.													AU	+		
	<i>Vallesia glabra</i> (Cav.) Link													AU	+		
Apocynaceae, Asclepiadoideae	<i>Asclepias</i> sp.													AU	+		
	<i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schltld.													VOL	+		
	<i>Funastrum gracile</i> (Decne.) Schltld.													VOL	+		
	<i>Morrenia odorata</i> (Hook. & Arn.) Lindl.													VOL	-		
Araceae	<i>Synandropadix vermitoxicum</i> (Griseb.) Engl.													H	-		
Arecaceae	<i>Trithrinax schizophylla</i> Drude													AU-AO	+	XX	XX
Aristolochiaceae	<i>Aristolochia</i> spp.													H	-		
Asteraceae, Astereae	<i>Baccharis breviseta</i> DC.													H-AU	+	X	X
	<i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.													AU	+	X	X
	<i>Baccharis trinervis</i> Pers.													AU	+	X	X
	<i>Conyza</i> spp.													H	+		
	<i>Solidago chilensis</i> Meyen													H	+	X	X
Asteraceae, Eupatorieae	<i>Eupatorium</i> spp.													H-AU	+		
	<i>Mikania</i> spp.													VOL	+		
Asteraceae, Helenieae	<i>Flaveria bidentis</i> (L.) Kuntze													H-AU	+		
	<i>Gaillardia megapotamica</i> (Spreng.) Baker var. <i>radiata</i>													H	+		
	(Griseb.) Baker																
Asteraceae, Helenieae	<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass.													H	+		
	<i>Tagetes minuta</i> L.													H-AU	+		
Asteraceae, Heliantheae	<i>Ambrosia</i> sp.													H	-	X	
	<i>Bidens</i> spp.													H	+	X	X
	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.													H	+		
	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera													H	+		
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L.													H	+	X	X

	<i>Verbesina encelioides</i> A. Gray											H	+		X	X
	<i>Xanthium spinosum</i> L.											H	-			X
	<i>Xanthium cavanillesii</i> Schouw											H	-			X
Asteraceae, Inuleae	<i>Gamochaeta</i> spp.											H	-			
	<i>Pluchea sagittalis</i> (Lam.) Cabrera											H	+			X
	<i>Pterocaulon</i> spp.											H	+		X	X
	<i>Tessaria dodoneifolia</i> (Hook. & Arn.) Cabrera											AU	+		X	X
Asteraceae, Lactuceae	<i>Hypochaeris</i> spp.											H	+			
	<i>Sonchus asper</i> (L.) Hill											H	+			
	<i>Sonchus oleraceus</i> L.											H	+			
Asteraceae, Mutisieae	<i>Holocheilus hieracioides</i> (D. Don) Cabrera											H	+			X
	<i>Hyalis lancifolia</i> Baker											H	+			
	<i>Trixis divaricata</i> (Kunth) Spreng. ssp. <i>divaricata</i>											AU-VOL	+			
Asteraceae, Senecioneae	<i>Senecio</i> spp.											H	+			
Asteraceae, Vernonieae	<i>Vernonia</i> spp.											H-AU	+			
Bignoniaceae	<i>Amphilophium cynanchoides</i> (DC.) L.G. Lohmann											VOL	-			
	<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.											VOL	-			
	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann											VOL	-			
	<i>Fridericia dichotoma</i> (Jacq.) L.G. Lohmann											VOL	-		X	X
	<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. Ex DC.) Standl.											AO	-		X	X
	<i>Tabebuia nodosa</i> (Griseb.) Griseb.											AO	-		X	X
Bombacaceae	<i>Chorisia chodatii</i> (Hassl.) Ravenna											AO	-			
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i> spp.											H	+			X
	<i>Cordia americana</i> (L.) Gottschling & J.S. Mill.											AO	+			
	<i>Tournefortia</i> spp.											AU	+			
Brassicaceae	<i>Lepidium didymum</i> L.											H	-			
	<i>Lepidium</i> spp.											H	-			
Bromeliaceae	<i>Aechmea distichantha</i> Lem.											H	+			
	Bromeliaceae terrestres											H	+			
	<i>Tillandsia</i> spp.											EPIF	+			
Buddlejaceae	<i>Buddleja</i> spp.											AU	-			
Cactaceae, Cereoideae	<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C.F. Först.											AO	-			
	<i>Cleistocactus baumannii</i> (Lem.) Lem.											AU	-			
	<i>Harrisia</i> spp.											AU	-			
	<i>Rhipsalis lumbricoides</i> (Lem.) Lem. ex Salm-Dyck											EPIF	+			
	<i>Stetsonia coryne</i> (Salm-Dyck) Britton & Rose											AO	-			
Cactaceae, Opuntioideae	<i>Opuntia</i> spp.											AU	-			
Calyceraceae	<i>Acicarpha tribuloides</i> Juss.											H	+			
Capparidaceae	<i>Capparis atamisquea</i> Kuntze											AU	+			X
	<i>Capparis retusa</i> Griseb.											AU-AO	-		XX	XX

	<i>Capparis salicifolia</i> Griseb.									AU	-	XX	XX
	<i>Capparis speciosa</i> Griseb.									AU-AO	-	XX	XX
	<i>Capparis tweediana</i> Eichler									AU	-	XX	XX
	<i>Cleome</i> sp.									AU	-		
Caricaceae	<i>Carica quercifolia</i> (A. St.-Hil.) Hieron.									AU-AO	+		
Celastraceae	<i>Maytenus vitis-idaea</i> Griseb.									AU-AO	+	XX	XX
	<i>Moya spinosa</i> Griseb.									AU-AO	+	XX	XX
Celtidaceae	<i>Celtis</i> spp.									AO	+	XX	XX
Chenopodiaceae	Chenopodiaceae spp.									H-AU	-		X
Commelinaceae	<i>Commelina erecta</i> L.									H	-		
Convolvulaceae	Convolvulaceae spp.									H-VOL	-		
Cucurbitaceae	Cucurbitaceae spp.									VOL	-		
Cuscutaceae	<i>Cuscuta</i> sp.									VOL	+		
Cyperaceae	<i>Eleocharis</i> spp.									H	+		X
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea</i> sp.									VOL	+		
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus loasoides</i> (Pax) I.M. Johnst.									H	+	X	X
	<i>Croton argenteus</i> L.									H-AU	+	X	X
	<i>Croton bonplandianus</i> Baill.									H-AU	+	X	X
	<i>Croton lachnostachyus</i> Baill.									H-AU	+	X	X
	<i>Euphorbia</i> spp.									H	-		
	<i>Jatropha</i> spp.									AU	+	X	X
	<i>Sapium haematospermum</i> Müll. Arg.									AO	+	X	X
Fabaceae, Caesalpinioideae	<i>Caesalpinia paraguariensis</i> (D. Parodi) Burkart									AO	-	X	X
	<i>Cercidium praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Harms									AO	-	X	X
	<i>Parkinsonia aculeata</i> L.									AU-AO	-	X	X
	<i>Pterogyne nitens</i> Tul.									AO	+		X
	<i>Senna morongii</i> (Britton) H.S. Irwin & Barneby									AU	-		
	<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link									AU	-		
Fabaceae, Mimosoideae	<i>Acacia aroma</i> Gillies ex Hook. & Arn.									AU-AO	+	X	X
	<i>Acacia bonariensis</i> Gillies ex Hook. & Arn.									AU		XX	XX
	<i>Acacia curvifructa</i> Burkart									AU	+	X	X
	<i>Acacia praecox</i> Griseb.									AU-AO	+	XX	XX
	<i>Albizia inundata</i> (Mart.) Barneby & J.W. Grimes									AU-AO	+	X	X
	<i>Chloroleucon tenuiflorum</i> (Benth.) Barneby & J.W. Grimes									AO	+		
	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.									AU	+		
	<i>Enterolobium contortosiliquum</i> (Vell.) Morong									AO	+		
	<i>Mimosa detinens</i> Benth.									AU-AO	+	X	X
	<i>Mimosa</i> spp.									H-AU	+		
	<i>Prosopis alba</i> Griseb.									AO	+	XX	XX
	<i>Prosopis elata</i> (Burkart) Burkart									AU-AO	+	XX	XX

	<i>Prosopis kuntzei</i> Harms																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																	
--	-------------------------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> sp.									H	-		
Papaveraceae	<i>Argemone subfusiformis</i> G.B. Ownbey									H	-		
Passifloraceae	<i>Passiflora</i> spp.									VOL	-		
Phytolaccaceae	<i>Rivina humilis</i> L.									H	+		
Plantaginaceae	<i>Plantago</i> spp.									H	+		
	<i>Scoparia</i> spp.									H	+		X
Polygalaceae	<i>Polygala</i> sp.									H	-		
Polygonaceae	<i>Muehlenbeckia sagittifolia</i> (Ortega) Meisn.									VOL	+		
	<i>Polygonum aviculare</i> L.									H	+		
	<i>Polygonum</i> spp.									H	+		
	<i>Rumex</i> spp.									H	+		
	<i>Ruprechtia triflora</i> Griseb.									AU-AO	+	X	X
Pontederiaceae	<i>Eichhornia crassipes</i> (Mart.) Solms									H	-		
	<i>Heteranthera limosa</i> (Sw.) Willd.									H	-		
Portulacaceae	<i>Portulaca</i> spp.									H	-		X
	<i>Talinum</i> spp.									H	+		
Ranunculaceae	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.									VOL	+	X	X
Rhamnaceae	<i>Ziziphus mistol</i> Griseb.									AO	+	XX	XX
Rubiaceae	<i>Borreria densiflora</i> DC. var. <i>perennis</i> Standl.									H	+		
	Rubiaceae spp.									H	+		
Salicaceae	<i>Salix humboldtiana</i> Willd.									AO	+		
	<i>Xylosma venosa</i> N.E. Br.									AO	+		
Santalaceae	<i>Acanthosyris falcata</i> Griseb.									AO	+		X
	<i>Jodina rhombifolia</i> (Hook. & Arn.) Reissek									AO	+		
Sapindaceae	<i>Diplokeleba floribunda</i> N.E. Br.									AO	+		
	<i>Paullinia</i> sp.									VOL	+		
	<i>Sapindus saponaria</i> L.									AO	+		
	<i>Serjania</i> sp.									VOL	+		
Sapotaceae	<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D. Penn.									AO	+	XX	XX
Sclerophylacaceae	<i>Sclerophylax trispermus</i> Di Fulvio									H	+		
Simaroubaceae	<i>Castela coccinea</i> Griseb.									AU-AO	+	XX	XX
Solanaceae	<i>Cestrum</i> spp.									AU	-		
	<i>Jaborosa integrifolia</i> Lam.									H	-		
	<i>Lycium americanum</i> Jacq.									AU	+		
	<i>Lycium cuneatum</i> Dammer									AU	+		
	<i>Lycium</i> spp.									AU-AO	+		
	<i>Nicotiana glauca</i> Graham									AU	-		
	<i>Nicotiana longiflora</i> Cav.									H	-		
	<i>Nicotiana</i> sp.									H	-		
	<i>Petunia</i> sp.									H	-		

	<i>Physalis</i> spp.									H	-		
	<i>Solanum</i> spp.									H-AU	+	XX	XX
	<i>Vassobia breviflora</i> (Sendtn.) Hunz.									AU	+		
Sterculiaceae	<i>Melochia</i> sp.									H	-		
Ulmaceae	<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J. Poiss.) Taub.									AO	+		X
Urticaceae	<i>Parietaria</i> sp.									H	-		
	<i>Urtica</i> sp.									H	-		
Verbenaceae	<i>Aloysia</i> spp.									AU	+		
	<i>Glandularia</i> spp.									H	-		
	<i>Lantana</i> sp.									AU	-		
	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E. Br.									AU	-		
	<i>Phyla reptans</i> (Kunth) Greene									H	+		X
	<i>Pitraea cuneato-ovata</i> (Cav.) Caro									H	+		
	<i>Verbena</i> spp.									H	+		X
Viscaceae	<i>Phoradendron</i> spp.									EPIF	+		
Vitaceae	<i>Cissus palmata</i> Poir.									VOL	+		
	<i>Cissus veticillata</i> (L.) Nicolson & C.E. Jarvis									VOL	+		
Zygophyllaceae	<i>Bulnesia sarmientoi</i> Lorentz ex Griseb.									AO	-	XX	X
	<i>Kallstroemia tucumanensis</i> Descole, O'Donell & Lourteig									H	+		
	<i>Porlieria microphylla</i> (Baill.) Descole, O'Donell & Lourteig									AU	+		

Nido	x2	P	Hipótesis nula
Tf 1	7,15	0,71	V
Tf 2	—	—	V
Tf 5	12,35	0,26	V
tf 6	4,56	0,2	V
Tf 7	33,84	0,02	X
Tf 10	28,59	7,26 E-05	X
Tf 12	16,29	0,17	V
Tf 13	15,38	0,05	V
Tf 15	23,73	0,03	X
Tf 18	11,37	0,25	V
Mo 1	25,08	0,0007	X
Mo 4	36,15	0,0067	X
Mo 5	26,58	0,0002	X
Mo 6	18,79	0,0045	X
Mo 7	8,41	0,077	V
Mo 8	42,51	1,46 E-07	X
Mo 9	12,73	0,012	X
Mo 10	2,98	0,56	V
Mo 11	8,77	0,11	V
Ga 1	21,61	0,66	V
Ga 2	9,94	0,19	V
Ga 3	—	—	V
Ga 4	9,6	0,72	V
Ga 5	4,29	0,64	V
Ga 6	0,51	0,77	V

Apéndice II

Apéndice III

MODO Q (muestras)			MODO R (familias)		
PC	Eigenvalues	% Varianza	PC	Eigenvalues	% Varianza
1	4.90581	16.353	1	6.94002	34.7
2	4.51849	15.062	2	4.41873	22.094
3	3.97365	13.245	3	2.25931	11.297
4	3.18706	10.624	4	2.077	10.385
5	2.69603	8.9868	5	1.64836	8.2418
6	2.65842	8.8614	6	1.50211	7.5105
7	1.92025	6.4008	7	0.684895	3.4245
8	1.31384	4.3795	8	0.188305	0.94153
9	1.12408	3.7469	9	0.143175	0.71587
10	0.984814	3.2827	10	0.063539	0.3177
11	0.826047	2.7535	11	0.0387362	0.19368
12	0.648015	2.16	12	0.0194306	0.097153
13	0.516374	1.7212	13	0.0095412	0.047706
14	0.387528	1.2918	14	0.00564979	0.028249
15	0.272739	0.90913	15	0.00095856	0.0047928

Apéndice IV

Familia	PC 1	PC 2	PC 3
Acanthaceae	-0.28095	0.51096	-0.13861
Achatocarpaceae	-0.281	0.25757	0.1702
Anacardiaceae	4.6403	-0.18428	0.43698
Arecaceae	2.3162	1.2209	-0.55922
Asteraceae	-0.16636	0.43274	-0.11956
Bignoniaceae	-0.3059	0.15405	0.40085
Bromeliaceae	-0.28521	0.5058	-0.14124
Capparidaceae	-0.32245	-1.099	-0.23076
Celastraceae	0.24593	-2.6106	-3.4329

Celtidaceae	-0.14933	-0.63946	0.48987
Chenopodiaceae	-0.28488	0.51115	-0.13672
Euphorbiaceae	-0.25985	0.50887	-0.13248
Fabaceae, Caesalpinioideae	-0.28904	-0.010344	0.3995
Fabaceae, Mimosoideae	-0.16094	-3.4677	0.11903
Fabaceae?	-0.3353	0.13418	-0.0284
Loranthaceae	-0.28258	0.50905	-0.13996
Malpighiaceae	-0.28901	0.21385	-0.14358
Olacaceae	-0.28443	0.51242	-0.13723
Polygonaceae	-0.29237	0.35283	0.23393
Rhamnaceae	-0.33337	-0.18335	0.13864
Santalaceae	-0.28003	0.47311	-0.17545
Sapotaceae	-0.013301	-1.728	3.9549
Simaroubaceae	-0.28513	0.46244	-0.18443
Ulmaceae	-0.29038	0.47	-0.11944
?	-0.28504	0.50992	-0.13623
Apocynaceae	-0.28156	0.51116	-0.13899
Nyctaginaceae	-0.27526	0.50872	-0.14254
Zygophyllaceae	-0.31233	0.14925	0.14576
..?	-0.28847	0.50647	-0.12514
..?	-0.28793	0.50731	-0.12687

Apéndice V

MODO Q (muestras)			MODO R (familias)		
PC	Eigenvalue	% varianza	PC	Eigenvalue	% varianza
1	3.32687	15.122	1	6.92868	40.757
2	3.19847	14.539	2	3.68102	21.653
3	2.40865	10.948	3	2.30955	13.586
4	2.18712	9.9414	4	1.55436	9.1433
5	2.067	9.3955	5	1.45926	8.5839

6	1.77765	8.0802	6	0.851463	5.0086
7	1.51752	6.8978	7	0.0861331	0.50667
8	1.29593	5.8906	8	0.0743329	0.43725
9	1.12741	5.1246	9	0.0428406	0.252
10	1.05017	4.7735	10	0.0068288	0.040169
11	0.948805	4.3128	11	0.00335697	0.019747
12	0.513071	2.3321	12	0.00172702	0.010159
13	0.283143	1.287	13	0.00037759	0.0022211
14	0.206517	0.93871	14	6.25E-05	0.00036769
15	0.0916813	0.41673	15	1.22E-05	7.20E-05

Apéndice VI

Familas	PC 1	PC 2	PC 3
Achatocarpaceae	-0.43964	-0.2002	-0.22483
Anacardiaceae	-0.15708	0.60787	2.876
Cactaceae	-0.43881	-0.19725	-0.22614
Apocynaceae?	-0.38772	-0.23482	-0.24512
Arecaceae	-0.44116	-0.20327	-0.22237
Bignoniaceae	-0.4276	-0.19019	-0.22617
Capparidaceae	1.4499	4.003	-0.58106
Celastraceae	0.18293	-0.4962	-1.171
Fabaceae, Caesalpinioideae	-0.37371	-0.16833	-0.24468
Fabaceae, Mimosoideae	4.0141	-1.6562	-0.36897
Loranthaceae	-0.44053	-0.19982	-0.22396
Nyctaginaceae	-0.33718	-0.27824	-0.27825
Olacaceae	0.065718	0.78889	-0.45759
Polygonaceae	-0.44033	-0.20041	-0.2246
Ranunculaceae	-0.40301	-0.22502	-0.24326
Rhamnaceae	-0.22788	-0.33643	-0.058686
Sapotaceae	-0.13383	-0.2863	-0.19818

Simaroubaceae	-0.44048	-0.20296	-0.22168
Solanaceae	0.53201	-0.2883	3.1461
Zygophyllaceae	-0.29327	0.37735	-0.15666
? 1	-0.42908	-0.20718	-0.22474
? 2	-0.43333	-0.20598	-0.22418

Apéndice VII

MODO Q (muestras)			MODO R (familias)		
PC	Eigenvalue	%variance	PC	Eigenvalue	%variance
1	14.4828	45.259	1	5.87105	48.925
2	4.02991	12.593	2	3.68412	30.701
3	3.13029	9.7821	3	1.06561	8.8801
4	2.83272	8.8522	4	0.785977	6.5498
5	2.31553	7.236	5	0.374404	3.12
6	1.87616	5.863	6	0.215548	1.7962
7	1.27244	3.9764	7	0.00272695	0.022725
8	0.948639	2.9645	8	0.00043856	0.0036547
9	0.769915	2.406	9	8.20E-05	0.00068299
10	0.321605	1.005	10	4.04E-05	0.00033645
11	0.0200221	0.062569	11	8.47E-06	7.06E-05
12	4.64E-31	1.45E-30	12	1.00E-06	8.35E-06
13	2.42E-65	7.57E-65	13	0	0
14	0	0	14	0	0
15	0	0	15	0	0

Apéndice VIII

Familia	PC 1	PC 2	PC 3
Achatocarpaceae	0.16917	-0.1074	-0.66136
Alismataceae-Limnocharitaceae	-0.29015	-0.097175	-0.27898

Amaranthaceae	-0.29708	-0.093291	-0.27185
Asteraceae	-0.29402	-0.094922	-0.28123
Bignoniaceae	-0.29652	-0.092686	-0.28466
Boraginaceae	-0.29721	-0.093062	-0.28309
Cactaceae	-0.29732	-0.092994	-0.28316
Capparidaceae	1.6517	5.2213	0.047901
Celastraceae	0.31516	-0.33604	1.6099
Celtidaceae	-0.29145	-0.096094	-0.27399
Cyperaceae	-0.29321	-0.09539	-0.28076
Euphorbiaceae	-0.27656	-0.1051	-0.27106
Fabaceae, Caesalpinioideae	-0.29702	-0.092718	-0.28413
Fabaceae, Mimosoideae	5.0863	-1.7846	-0.52691
Loranthaceae	-0.28918	-0.095392	-0.2786
Malpighiaceae	-0.29759	-0.091994	-0.28342
Malvaceae	-0.29604	-0.093697	-0.28431
Menyanthaceae	-0.29783	-0.092701	-0.28345
Nyctaginaceae	-0.21343	-0.15941	0.53769
Plantaginaceae	-0.29593	-0.093808	-0.28234
Polygonaceae	-0.25573	-0.0040696	-0.26506
Portulacaceae	-0.29783	-0.092701	-0.28345
Rhamnaceae	-0.0064325	-0.17256	4.9383
Sapotaceae	-0.28985	-0.084294	-0.28041
Simaroubaceae	0.30218	-0.4014	1.0326
Typhaceae	-0.2971	-0.093109	-0.28345
Verbenaceae	-0.29519	-0.094237	-0.28192
Zygophyllaceae	-0.27821	-0.094811	-0.266
?	-0.29759	-0.092836	-0.28332
..?	-0.29606	-0.093729	-0.28242
Anacardiaceae	-0.294	-0.0952	-0.27401
..?	-0.29596	-0.093902	-0.27309